THE

DOMAIN OF PHYSIOLOGY;

OR

NATURE IN THOUGHT AND LANGUAGE.

BY

T. STERRY HUNT, LL.D., F.R.S.

PRESENTED TO THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES, AND READ BEFORE IT IN ABSTRACT, AT WASHINGTON, APRIL 18, 1881. PUBLISHED IN THE LONDON, EDINBURGH, AND DUBLIN PHILOSOPHICAL MAGAZINE FOR OCTOBER, 1881, [V] xii, 233-253.

SECOND AND REVISED EDITION.

BOSTON:
S. E. CASSINO, PUBLISHER.
1882.

THE

DOMAIN OF PHYSIOLOGY;

OR

NATURE IN THOUGHT AND LANGUAGE.

BY

T. STERRY HUNT, LL.D., F.R.S.

PRESENTED TO THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES, AND READ BEFORE IT IN ABSTRACT, AT WASHINGTON, APRIL 18, 1881. PUBLISHED IN THE LONDON, EDINBURGH, AND DUBLIN PHILOSOPHICAL MAGAZINE FOR OCTOBER, 1881, [V] xii, 233-253.

SECOND AND REVISED EDITION.

BOSTON:
S. E. CASSINO, PUBLISHER.
1882.

THE

DOMAIN OF PHYSIOLOGY;

OR

NATURE IN THOUGHT AND LANGUAGE.

BY

T. STERRY HUNT, LL.D., F.R.S.

PRESENTED TO THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES, AND READ BEFORE IT IN ABSTRACT, AT WASHINGTON, APRIL 18, 1881. PUBLISHED IN THE LONDON, EDINBURGH, AND DUBLIN PHILOSOPHICAL MAGAZINE FOR OCTOBER, 1881, [V] xii, 233-253.

SECOND AND REVISED EDITION.

BOSTON:
S. E. CASSINO, PUBLISHER.
1882.

THE DOMAIN OF PHYSIOLOGY;

OR

NATURE IN THOUGHT AND LANGUAGE.

BY

T. STERRY HUNT, LL.D., F.R.S.

IN TWO PARTS.

I. HISTORICAL. 1. Etymology and significance of *Physis* and *Natura*. 2. Physical Science defined. 3. *Physicus* and *Physiologia*. 4. Physic or Natural Philosophy; Gower, Locke. 5. Physiology defined. 6. The Greek Physiologists; Humboldt. 7. General Physiology; Cudworth, Moore, Stewart, Burke. 8. Special Physiology; Glanvil; Mental Physiology, Brown; Reynolds. 9. Physic and Physiology in Medicine; Chaucer. 10. Physician; *Naturien* and *Naturiste*. 11. Hippocrates; Nature in Medicine. 12. Hippocrates as a Natural Philosopher. 13. Alexandria; the Greek and the Arab Physicians. 14. The terms *Médecin* and Mediciner.

§ 1. The importance of a correct and well-defined terminology in science cannot be overestimated, since a want of precision in language leads to vagueness in thought, and often to errors in philosophy. There are few more striking examples of indefiniteness in language than can be found in the use of the words physic, physiology, and their derivatives. The material universe is designated with etymological correctness as physical, that is to say, natural —a term which belongs alike to the organic and the mineral kingdoms; but in the use of this and of other words having a similar etymology (Gr. φύσις, Lat. natura) we find in modern language many restrictions, limitations, and

ambiguities. It will aid us in our present inquiry if we bear in mind that both the Greek *physis*, and the Latin *natura*, involve the notion of a generation or growth, and that the adjectives physical and natural, in their origin, imply the results of a formative process or evolution. The term *physis*, (which we translate by nature) as employed by Aristotle, denotes that which is at once self-producing, self-determined, and uniform in its mode of action.

§ 2. The substantive physic (φυσικὴ, physica, physique), has been employed by philosophers since the time of Aristotle to signify the knowledge of all material nature. "Physical science," as well defined by Clerk Maxwell at the beginning of his little treatise on *Matter and Motion*, "is that department of knowledge which relates to the order of nature, or in other words, to the regular succession of events. The name of physical science, however, is often applied, in a more or less restricted manner, to those branches of science in which the phenomena are of the simplest and most abstract kind, excluding the consideration of the more complex phenomena such as are observed in living beings."

§ 3. To the student of natural phenomena, Aristotle gave the names of *physikos* and *physiologos*. These words were adopted in the same sense by the Romans, who made use of the substantives *physicus* and *physiologia* to designate natural philosophers and natural science. Cicero writes of the physicus or physician Anaxagoras, and employs the word physiology to denote "the science of natural things" in accordance, as he tells us, with Greek usage.*

* Cicero, Varr. lib. I. R. R. cap. 40. "Si sunt semina in aëre, ut ait physicus Anaxagoras;" also De Nat. Deorum, I. 4. "Rationem naturae quam physiologiam Graeci appellant." In the Totius Latinitatis Lexicon of Facciolatus and Forcellinus we find the definition; Physiologia, scientia quae de naturis rerum disserit, eadem ac Physica.

§ 4. The earlier English writers followed the Greek and Latin usage, and employed the substantive physic (or physike) in the same sense as Aristotle. Thus, in the fourteenth century, Gower defines physic as that part of philosophy which teaches the knowledge of material things, the nature and the circumstances of man, animals, plants, stones, and everything that has bodily substance.* Descartes in the seventeenth century, employed the word (in French *physique*) with the same signification, and it was subsequently used by Locke in a still more comprehensive sense. He writes of "the knowledge of things as they are in their own proper beings, their constitutions, properties and operations; whereby I mean not only matter and body, but spirits also, which have their proper natures, constitutions and operations, as well as bodies. This, in a little more enlarged sense of the word, I call φυσικὴ or natural philosophy.†

§ 5. We have seen that in Latin the words physic and physiology were used synonymously. That they were thus understood by English writers is apparent from the Universal English Dictionary of Edward Phillips, (6th edition, 1706) where Physiology is defined as "a discourse on natural things; physics or natural philosophy; being either general, that relates to the affections or properties of matter, or else special and particular, which considers matter as formed or distinguished into such and such species."

* Gower, dividing theoretical philosophy into three parts, Theologia, Physica and Mathematica, tells us: —

> "Physike is after the seconde,
> Through which the philosophre hath fonde,
> To teche sondrie knowlechynges
> Upon the bodeliches thinges
> Of man, of beast, of herb, of stone,
> Of fish, of fowl, of euerich one
> That be of bodily substance,
> The nature and the circumstance."
>
> CONFESSIO AMANTIS, book vii.

† Human Understanding, b. vii. c. 21.

Cotgrave, a lexicographer of the seventeenth century, in his "French and English Dictionary," also defines Physiologie as "a reasoning, disputing or searching-out of the nature of things," a definition which is cited by Charles Richardson in his English Dictionary, under Physiology.

§ 6. It was to those who occupied themselves with abstract or *general physiology* (as defined by Phillips,) that the Greeks gave the name of physiologists, first applied to the philosophers of the Ionian school, who sought to derive all things from one or more material elements, and thus had a physical basis for their system of the universe, as distinguished from the school of Pythagoras, whose system was based on numbers and forms. Of Empedocles, the author of a didactic poem on Nature in which we first find enunciated the doctrine of the four elements, fire, air, earth and water, Aristotle, in his Poetics, makes the criticism that he was more of a physiologist than a poet. Humboldt repeatedly employs the word physiology and its derivatives in the same general sense. Thus, he writes of "the natural philosophy of the Ionian physiologists" (physiologien), which "was devoted to the fundamental ground of origin, and the metamorphoses of one sole element"; of the "physiological fancies of the Ionian school," and of the teachings of Anaxagoras of Clazomenæ, "in the latter period of development of the Ionian physiology."* Of Anaxagoras it may be observed that his views marked a great advance over those of his predecessors, and that he merited the encomium pronounced by Aristotle that he was the first philosopher who had written soberly of nature.

§ 7. We find the word physiology and its derivatives employed in the same general sense by English writers in the seventeenth century. Thus, Cudworth speaks of "the old physiologers before Aristotle," and writes "they who first theologized did physiologize after this manner, inasmuch as they made the Ocean and Tethys to have been the

* Cosmos, Otte's translation, Harper's ed., II. 108 and III. 11.

original of generation," * while Henry Moore says, "It will necessarily follow that the Mosaical philosophy, in the physiological part of it, is the same with the Cartesian." † Coming down to later writers, we find the word physiologist used in a general sense, as equivalent to our modern term naturalist. Thus, Dugald Stewart calls Cuvier "the most eminent and original physiologist of the present age," and Burke writes, "The national menagerie is collected by the first physiologists of the time." ‡

We may note in this connection the two series of abridgments of the Philosophical Transactions of the Royal Society — the first, from its commencement to 1700, and the second to 1720 — both published with the *imprimatur* of Newton as president of the Society. In these collections the classification of the papers is as follows: (1) "Mathematical," including pure and applied mathematics; (2) "Physiological," embracing all meteorological phenomena, tides, terrestrial magnetism, mineralogy, geology, botany, zoology, and the study of the physical world in general. Subjects relating to the human body, however, such as anatomy and medicine, were excluded from part 2, and, with chemistry, made a first division of part 3, in the second and last division of which were included philological and miscellaneous papers.

§ 8. Of the "special and particular physiology," as distinguished by Phillips, we have an example in Glanvil, who, in the seventeenth century, writes of the physiology of comets.§ The citation from Burke, identifying physi-

* Intellectual System, pp. 120, 171.

† Philosophical Cabbala, Appendix, c. 1.

‡ Stewart, Philosophy of the Human Mind, II., c. 4; and Burke, Letter to a Noble Lord.

§ "So that we need not be appalled at blazing stars, and a comet is no more ground for astrological presages than a flaming chimney. The unparalleled Descartes hath unravelled their dark physiology, and to wonder solved their motions." Joseph Glanvil, Scepsis Scientifica, . . . an Essay on the Vanity of Dogmatizing, 1665, c. xx.

ologists with mologists, may also perhaps be taken as an example of a special use of the word, while in later times we have come to speak of Vegetable Physiology, Animal Physiology, Human Physiology, and even of Mental Physiology, a term employed by Dr. Thomas Brown of Edinburgh,* who speaks of "physiology corporeal or mental."†

§ 9. There is an example of a special application of the words physiology and physic which requires further consideration. We have already cited Cotgrave's first definition of the word Physiologie, to which he adds, as a secondary meaning, "anatomizing physic, or that part of physic which treats of the composition or structure of man's frame." In more recent times, however, the term has come to mean, not the anatomy, composition or structure of the human frame, but its functions, to which signification physiology is, in popular language, limited, though now by didactic writers extended to include the functions of the lower animals, of plants, and even of the human mind.

* The grounds upon which Brown based this extension of the term physiology may be gathered from the following passages: "There is, in short, a science which may be called *mental physiology*, as there is a science relating to the structure and offices of our corporeal frame, to which the term *physiology* is more commonly applied." He further speaks of the "*physiology of the mind*, considered as a substance capable of the various modifications or states which, as they succeed each other, constitute the phenomena of thought and feeling;" and declares that "the mind is as an object of study . . . to be comprehended, with every other existing substance, in a *system of general physics*." Brown, the Philosophy of the Human Mind, lectures I., II., and V.

† Since the writing of this essay, Prof. Osborne Reynolds, in *Nature* for June 9, 1881, (vol. xxiv, page 123) has made a happy use of the word in question in writing of the locomotive engine of George Stephenson, of which he says, "the physiology of the machine resembled that of the human system;" while he speaks of the inventor as "he who produced the locomotive physiologically perfect."

The word physic, as we have seen, was used by Gower in the general sense of a knowledge of all material things, but his contemporary, Chaucer, employed it, in a special and restricted sense, to designate the science of medicine. Thus, he calls his practitioner of the medical art "a doctor of physic," and in his description of this personage adds that "gold in physic is a cordial." * Subsequently, and to our own time, we find the term applied, in Chaucer's sense, alike to the art of healing and to its medicaments. If we search for the origin of this peculiar use of the word physic, we shall find it employed with the same meaning in medieval Latin.† In French also, according to Littré, the term *physique* was in the thirteenth century applied to the science of medicine, the professors of which were then called *physiciens*,‡ a designation which

* "With us there was a doctour of phisik,
In all the world ne was there non him lyk
To speke of phisik and of surgerye,
For he was grounded in astronomye.
. . . . .
He knew the cause of every maladye,
Were it of hot or cold or moyste or drye,
And where engendered and of what humoure;
He was a very parfight practisour.
. . . . .
Well knew he the old Esculapius,
And Dioscorides, and eke Rufus,
Old Hippocras, Hali and Gallien,
Serapion, Rasis and Avicen,
Averrois, Damascene and Constantin,
Bernard, and Gatisden and Gilbertin.
. . . . .
For gold in phisik is a cordial.
Therefore he loved gold in special."
CHAUCER, *Canterbury Tales, Prologue.*

† Du Cange, Glossarium ad Scriptores mediae et infimae Latinitatis; ed. Henschel, sub voce Physica.

‡ "Nous établissons . . un fisicien juré et pensionnaire du couvent." Réglement de l'Abbaye Royale de Soissons, A. D. 1282; cited by Menage, Dictionnaire Etymologique, sub voce Physicien.

they kept till the time of Rabelais, and, as we know, still retain in English, though the term *physicien* is at present applied in French only to students of physical science in the restricted sense mentioned in § 2, including what, in didactic phrase, is now called *physique* in French and physics in English.

§ 10. It is a curious inquiry how these terms came to have this restricted use in the middle ages, and how the name of *physicus* or physician, originally applied to the student of material things — and by pre-eminence to Anaxagoras of Clazomenae, who was called "the physician," (ὁ φυσικὸς) — came to signify in medieval France and England the *medicus*, *médecin* or mediciner — the master of the art of healing diseases in the human frame. Menage assigns as a reason for this, that the art "consists principally in the contemplation of nature," and in this imperfect statement will be found the answer to our inquiry, upon which much light is thrown by the use, in medieval times, of the words *naturien* and *naturiste*. *Naturien*,* which is found in the fourteenth century, both in English and in French, is etymologically equivalent to *physicien*, and was applied to certain professors of the art of healing, being apparently synonymous with *naturiste*, which, as stated by the learned Littré, in his Dictionnaire, meant "a mediciner who practised expectant medicine," that is to say, who trusted to the conservative influences of nature to heal his patient.

§ 11. For the origin of the physician or naturian in

* The following satirical rhyme of the fourteenth century is cited by Littré, in his Dictionnaire, sub voce *Naturien*, —

> Où le physicien fait fin, Là commence le médecin,
> Supposant pour physicien, Le très-savant naturien.

Gower, who uses the word more than once, writes, —

> And thus seyth the naturien,
> Which is an astronomien.
>
> CONFESSIO AMANTIS, book vii.

medicine, we must go back more than twenty centuries to the great Hippocrates, justly styled the father of medicine. It was a maxim of his school that "nature is the healer of diseases," * and himself it was who wrote of medicine that "the art consists in three things, the malady, the patient, and the mediciner. The mediciner is the servant of nature, and the patient must help the mediciner to combat the disease." †

Nature, in the language of the time, was spoken of as a *vis medicatrix*, or healing power, but Virchow justly remarks that from a careful perusal of the works left us by the great master, we cannot doubt that by nature he meant the whole bodily constitution of man. Hippocrates insisted upon a treatment of diseases based not upon magic nor upon supernatural agencies, but upon the belief that nature works according to a divine necessity. In other words, he taught a system of pathology founded on the recognition of physical laws, which he opposed to the superstitious notions of his caste and his age. The *iatros*, or mediciner, was henceforth no longer a magician, nor a priest, but a physiologist, physician, or naturist, seeking for healing agencies in the study of the physical organization of the patient. The pathology of the Dogmatists, who were the disciples of Hippocrates, was based upon a knowledge of the structure and functions of the human organism, and of the structural and functional modifications produced alike by disease and by the action of drugs.

* *Νοῦσων φύσιες ἰητροί.* Hippocrates, Epidem. book VI., sec. 5; 1.

† Epidem. book I., sec. 2, 5. The received text makes the mediciner "the servant of the art," but Galen, in his Commentary, tells us that some manuscripts, in his time had, instead of *ὁ ἰητρός υπηρέτης της τέχνης*, the word *φύσεος* for *τέχνης*. This latter reading I have followed as more consonant with the previously cited dictum, for if "nature is the healer of diseases," the mediciner must be "the servant of nature." See Adams's Genuine Works of Hippocrates, vol. i., p. 360, note; also Littré's Hippocrates, vol. ii., *in loco*.

§ 12. But Hippocrates had still another claim to the title of physician, or physiologist, since, not content with studying the physical constitution of man, he insisted upon the importance of a knowledge of all his relations to external nature. In his celebrated treatise "On Airs, Waters, and Localities," Hippocrates declares that whoever would understand medicine must study the movements of the heavenly bodies, and all meteorological phenomena, together with physical geography, including climate, soil, vegetation, rocks, minerals, and waters; to which he adds that the mediciner, if he would preserve the health of his patients, and succeed in his art, must investigate "everything else in nature."*

§ 13. The teachings of Hippocrates and his followers were maintained in the school of Alexandria, where, we are told, the studies were arranged in four divisions or faculties: letters, mathematics, astronomy, and medicine; under which last, as we know from the history of the Museum, were included botany, geology, chemistry, optics, and mechanics. The learning of the Alexandrian school was preserved by the Jews and the Nestorians, and by them handed down to the Arabians, who brought it with them into southern Europe. It suffices to speak of Djafar, Rhazes, Avicenna, and, later, of the schools of Salerno, Cordova, Montpellier, Narbonne, and Arles, where were gathered together men famed alike in medicine, anatomy, zoölogy, botany, optics, mechanics, and astronomy, who merited in the widest sense the name which they then bore, of physicians; since they were not simply iatrophysicians, but philosophers who had taken all natural science for their province. Draper, speaking of the Arabians of that age, says, "Their physicians were their great philosophers; their medical colleges were their foci of learning." "Arab science emerged out of medicine, and

* Hippocrates "On Airs, Waters, and Localities;" sections 1-8.

in its cultivation physicians took the lead, its beginnings being in the pursuit of alchemy."* It is to be noted that Chaucer's doctor of physic (§ 9) was not only learned in astronomy, and read in the works of the Greeks, Hippocrates, Galen, Rufus and Dioscorides, but knew well those of Ali, Avicenna, Averroës, Rhases and Damascenus, all of them renowned Arab mediciners and natural philosophers.

§ 14. The French language, as we have seen, soon came to distinguish between the physician and the professional healer of diseases. From *medicare* came the medieval Latin verb, *medicinare*, whence the French verb, *médeciner*, and the substantive, *médecin*, corresponding to which we find in German and in English the substantive, *mediciner*. Sir Walter Scott puts into the mouth of King Richard the words, "It is unbecoming a mediciner of thine eminence to interfere with the practice of another,"† and Jamieson gives a Scotch proverb, "Live in measure, and laugh at the mediciners."‡ It is to be wished that this word were generally adopted in our speech, since the name of physician is now given to empirics who, whatever their claims to be called curers, mediciners or medicasters, have no right to be called physicians. The antagonism between the two schools is humorously shown in the old French quatrain cited in the note to § 10.

* Draper, Intellectual Development of Europe, I. c. 13; II. c. 4.

† The Talisman, chap. xviii.

‡ Jamieson's Scottish Dictionary has Medcinare, Medicinar, and Mediciner, meaning the practitioner of medicine, thus showing a derivation from the Latin verb *medicinare*, the second vowel being dropped in the first form.

Part II.

II. Philosophical. 15. The terms Physics and Physical. 16. Carpenter and Tyndall. 17. Thomson and Tait; Clifford; Dynamics and Dynamicist. 18. Chemism, theory of chemical changes. 19. The Chemical process defined. 20. The Unity of Force; universal Animation. 21. Organized Matter; Biotics. 22. Physiography and Physiology. 23. The Activity of Protoplasm. 24. Graham and Herbert Spencer on Colloids. 25. Barker on Vital Phenomena. 26. Biophysiology, scope of General Physiology. 27. Physiography; Huxley; Humboldt's Cosmos. 28. Physiophilosophy of Oken; Stallo. 29. Oken's system defined. 30. Physiographical and Physiological Botany. 31. Physiographical Mineralogy. 32. Structural Mineralogy and Mineral Physiology. Appendix; Huxley.

§ 15. Having, in the first part of this essay, considered the words physic, physiology and physician, etymologically and historically, we proceed to notice them in their application by modern writers. We have already seen that the term physical science is often restricted to those phenomena which are common to organized and unorganized matter (§ 2). The study of these is now generally designated in didactic language as physics, or in French *physique;* the votary of such studies being called in English a physicist, and in French a *physicien.*

Physical, as an adjective, is, however, used in a wider sense than the above, when applied to organized beings. It then designates their organism and all pertaining thereto, as in the expression, the physical life of man, or in the common tautological phrase, "man's physical nature."

§ 16. While the word physic, or rather physics, is in modern English generally limited to the study of the phenomena of the inorganic world, the once synonymous term physiology has come to mean, both in English and in French, the study of the organic functions of plants and animals (and, by an extension of the term, that of the functions of the human mind); which are designated as physiological, in contradistinction to the so-called physical phenomena of inorganic nature. Examples of these limitations, respectively, of the words physic and physiology, and their derivatives, are familiar to every reader. Thus, William B. Carpenter constantly distinguishes between physical, chemical and vital forces, the consideration of the latter only, according to him, belonging to physiology.*

On the other hand, we find well-known writers employing the word physical, and its congeners, indifferently, in their wider and their more restricted meanings. Thus, in his address before the British Association for the Advancement of Science, at Belfast, in 1874, Tyndall, in discussing the activities of the animal, speaks successively of "The work of the physicist. . . the comparative anatomist, and the physiologist." Following this, the influence of the nervous system "over the whole organism, physical and mental," is spoken of, and, a few lines further on, "the physical life dealt with by Mr. Darwin" is distinguished from "a psychical life"; while, in the next paragraph, we read of "organisms whose vital actions are almost as purely physical" as the coalescence of drops of oil suspended in a watery medium of the same density, in the classic experiments of Plateau.† In the first citation, the investigations by the dynamo-physicist of the nervous and muscular activities of the animal are distinguished from those of the biologist. In the second and third citations,

* Relation of the Vital to the Physical Forces, Philos. Transactions, 1850, p. 727.

† Tyndall's Belfast Address. Appleton's ed., pp. 50, 51.

the chemical process, or chemism. This gives mineralogical, or so-called chemical, species, which, ally, may be supposed to be formed from a single or *materia prima*, by the chemical process.

is necessary to distinguish between the production species differing in physical characters* and that ction which belongs to organic existences. The tion arises from that individuation which marks sults of organic life, and is eminently characteristic higher forms. The individuality, not only of the ism, but of its several parts, is more evident as we nd the scale of organic life, while inorganic bodies e a specific existence, but no individuality; division es not destroy them. Crystallization is a commencement of individuation."

"That mode of generation which produces individuals like the parent, can present no analogy to the phenomena under consideration; metagenesis, or alternate generation, and metamorphosis are, however, to a certain extent, prefigured in the chemical changes of bodies. Their metagenesis is effected in two ways: by condensation and union, on the one hand, and by expansion and division, on the other. In the first case, two or more bodies unite and merge their specific characters in those of a new species. In the second case, this process is reversed, and a body breaks up into two or more new species. Metamorphosis is, in like manner, of two kinds: in metamorphosis by condensation only one species is concerned, and in metamorphosis by expansion the result is homogeneous and without specific difference. The chemical history of bodies is a record of these changes; it is, in fact, their genealogy."

"The processes of union and division embrace by far the greater number of chemical changes, in which metamorphosis sustains a less important part. By union, we

* That is to say: differing in dynamic relations.

the physical organism and the physical life are distinguished, not as in the preceding, from the chemical and vital (which they evidently include), but from the mental organization and the psychical life; while, in the fourth, the antithesis is between physical, in the sense of dynamical, on the one hand, and chemical and vital processes on the other.

§ 17. Thomson and Tait, in their treatise on "Natural Philosophy," wherein are considered only those simpler phenomena of matter which are neither chemical nor vital, employ the term *Dynamics* for the forces thus manifested, and divide the study of them into *Kinetics* and *Statics*, or the phenomena of actual motion and of rest. Some writers have used static as the antithesis of dynamic (see farther, § 24), but statics, as implying simply equilibrium, are, as W. K. Clifford has well remarked, "but a particular case of kinetics," and hence are to be included with the latter under the common title of dynamics. Thomson and Tait consider under this head, besides the phenomena of ordinary motion, the vibrations which produce sound, and those motions by which we seek to explain the phenomena of temperature, radiant energy, and electricity and magnetism. The whole of the phenomena to which, in the modern and restricted sense, the name of Physics is generally applied, are thereby included under the head of Dynamics; a term which is thus employed not only by the authors just cited, but by Clerk Maxwell, Helmholtz and Clifford,* and will be so used in the following pages, while the term *dynamicist* will replace physicist.

§ 18. Dynamics in the abstract regard matter in general, without relation to species, the genesis of which is the

* W. K. Clifford, Essays, II., 17. This author, following the French usage, employed the substantive Dynamic in a treatise on the subject, thus entitled; but the plural form, Dynamics, is preferable, as serving to distinguish it from dynamic used adjectively.

office of the chemical process, or chemism. This gives rise to mineralogical, or so-called chemical, species, which, theoretically, may be supposed to be formed from a single element or *materia prima*, by the chemical process.

"It is necessary to distinguish between the production of new species differing in physical characters* and that reproduction which belongs to organic existences. The distinction arises from that individuation which marks the results of organic life, and is eminently characteristic of its higher forms. The individuality, not only of the organism, but of its several parts, is more evident as we ascend the scale of organic life, while inorganic bodies have a specific existence, but no individuality; division does not destroy them. Crystallization is a commencement of individuation."

"That mode of generation which produces individuals like the parent, can present no analogy to the phenomena under consideration; metagenesis, or alternate generation, and metamorphosis are, however, to a certain extent, prefigured in the chemical changes of bodies. Their metagenesis is effected in two ways: by condensation and union, on the one hand, and by expansion and division, on the other. In the first case, two or more bodies unite and merge their specific characters in those of a new species. In the second case, this process is reversed, and a body breaks up into two or more new species. Metamorphosis is, in like manner, of two kinds: in metamorphosis by condensation only one species is concerned, and in metamorphosis by expansion the result is homogeneous and without specific difference. The chemical history of bodies is a record of these changes; it is, in fact, their genealogy."

"The processes of union and division embrace by far the greater number of chemical changes, in which metamorphosis sustains a less important part. By union, we

* That is to say: differing in dynamic relations.

rise to indefinitely higher species; but in division, a limit is met with in the production of species which seem incapable of further division, and these, being regarded as primary or original species, are called chemical elements. These two processes continually alternate with each other, and a species produced by the first may yield, by division, species unlike its parents. From this succession results double decomposition or equivalent substitution, which always involves a union followed by division, although, under the ordinary conditions, the process cannot be arrested at the intermediate stage."

§ 19. I have quoted the three preceding paragraphs from an essay published by myself in 1853, on "The Theory of Chemical Changes." Therein I also wrote, "chemical combination is interpenetration, as Kant has taught. When bodies unite, their bulks, like their specific characters, are lost in that of the new species." In 1854, in an essay entitled "Thoughts on Solution,"* I, however, declared, with regard to Kant's view, that "the conception is mechanical, and therefore fails to give an adequate idea. The definition of Hegel, that the chemical process is an identification of the different and a differentiation of the identical, is, however, completely adequate. Chemical union involves an identification not only of the volumes (interpenetration, mechanically considered), but of the specific characters of the combining bodies, which are lost in those of the new species. . . We may say that all chemical union is nothing else than solution; the

* Of the two essays above quoted, the first appeared in 1853, in the American Journal of Science for March, and also in the L. E. and D. Philos. Magazine [4], v., 526, and was translated into German in the Chemisches Centralblatt for 1853, page 849. The second was published in the American Journal of Science for January, 1854, and also in the Chemical Gazette for 1855, page 90. Both will be found in the author's volume of "Chemical and Geological Essays," in which, for the extracts here given, see pages 427, 428, and 450.

uniting species are, as it were, dissolved in each other, for solution is mutual."

The above considerations will serve to show the essential nature of chemism, a process resulting in the genesis of chemical species, which are mineral or inorganic.

§ 20. The force involved in the chemical process manifests itself as radiant energy and electricity, and there is apparently a tendency among modern dynamicists to confound these activities with chemism itself, and thus to lose sight of the essential significance of the chemical process as already defined. Thus Clifford wrote of molecular motion "which makes itself known as light, or radiant heat, or chemical action,"* while Faraday was wont "to express his conviction that the forces termed chemical affinity and electricity are one and the same." Helmholtz, from whom I here quote, adds: "I think the facts leave no doubt that the very mightiest among the chemical forces are of electrical origin, . . . but I do not suppose that other molecular forces are excluded, working directly from atom to atom." †

The activities which appear in dynamic and in chemic phenomena are one in essence, for force is one. The same is true of the activities manifested in organic growth, and even in thought; but the unity and mutual convertibility of different manifestations of force afford no ground for confounding, as some would do, dynamics with chemics, or with vital or mental processes. All of these phenomena are but the evidences of universal animation, or, in other words, of an energy which is inherent in matter, the manifestations of which, as matter rises to higher stages of development, become more complex, as organic individuals are themselves more complex than mineral forms.

* W. K. Clifford, Essays II., 17.

† Helmholtz, The Faraday Lecture, April 5, 1881; abstract prepared by its author; Nature, vol. xxiii., p. 539.

§ 21. From the process which generates chemical species we pass to that which gives rise to organized individuals, in which appear a new class of phenomena, distinguished alike from those of dynamics and those of chemism. These new manifestations, which are called vital, involve dynamical and chemical activities, but display, in addition to these, still higher ones. Matter, on this more elevated plane, not only becomes individualized, but adapts itself to external conditions, by organization, and exhibits in the resulting forms the power of growth by assimilation, and of reproduction. The study of these forms in all their relations is the object of Biology. Organogeny, or the process of morphological growth and development, distinguishes the biological from the mineralogical individual. The activities of the crystal are purely dynamic, and its crystalline individuality must be destroyed before it can become the subject even of chemism, while the plant and the animal exhibit not only dynamical and chemical, but organogenic activities, which last are designated as vital phenomena. The study of these constitutes a third division of physics which may be conveniently designated as Biotics, (from βιοτικός, pertaining to life) and have to do with organic growth, development and reproduction, activities which do not appear in the mineral kingdom.

Mineralogy is the science of inorganic matter, and studies its dynamical and chemical relations, while Biology, which is the science of organic matter, adds to these the study of biotic relations. The dynamic and chemic activities which in the mineral kingdom, give rise to the crystalline individual, are therein in static equilibrium. The organic individual, on the contrary, is kinetic, and maintains its equilibrium only by perpetual adjustment with the outer world.

§ 22. General physic, or the study of nature, presents itself under a twofold aspect, the historical and the philosophical; the former gives rise to physiography, while to the latter the name of physiology more properly belongs.

Physiography describes specific and individual forms, and their external relations, while physiology investigates the processes by which these forms are produced, and gives us the logic of nature. The physiology of matter in the abstract is dynamic, that of mineral forms is both dynamic and chemic, while that of organic forms is at once dynamic, chemic and biotic.

Nature in all its manifestations constitutes a unity, and it is the object of general physiology to study the process of creation in the material world from primal matter upward through its various forms until it attains to organization, and at length, in man, to self-consciousness, where the domain of physiology ends and that of psychology begins.

§ 23. In accordance with the views here enunciated, all matter is in a sense living, "all movement is radically vital,"* though we, in common language, refuse the designation of vital to those lower forms of material activity which appear in dynamic and chemic phenomena, reserving it for such as are supposed to be peculiar to organized forms, which, to prevent misconception, I have called biotic. When matter, through chemism, attains the condition of protoplasm, which may be chemically described as a colloidal albuminoid united with more or less water, it begins to exhibit that form of activity which we term vital, or biotic. "The mobility and the spontaneous movements of this substance," says Allman, "result from its proper irritability. From the facts there is but one legitimate conclusion, that life is a property of protoplasm." †

§ 24. Many of the peculiar characters of protoplasmic matter appear to be common to chemical species in the colloidal condition. The remarkable properties exhibited by colloids led their discoverer, Graham, twenty years

* Stallo, Philosophy of Nature, p. 66.

† Allman, Presidential Address before the British Association for the Advancement of Science, in 1879.

by the distinctive name of Biophysiology, while those phenomena which are recognized as simply dynamic, or dynamic and chemic, whether manifested in organisms or in mineral species, may be included under the name of Abiophysiology.

General physiology, comprehending these two divisions, will thus be restored to its original and proper signification, as an inquiry into the reason of all things in the material universe, and as distinguished from physiography, whose province is the description of universal nature. Scientific precision demands a reform in our terminology, and requires us to extend the name of physiology once more to the processes and the activities of the three kingdoms of nature. The inorganic, not less than the organic world, has its physiology. On the other hand, the study of mind and spirit, and the phenomena of consciousness, which Locke and Thomas Brown included under the head of physic and physiology, should be relegated to the domain of psychology.

§ 27. The kindred term physiography is now correctly employed in a general sense, with a meaning co-extensive with that which we claim for physiology. A great living teacher, Prof. Huxley, has given us, under the title of "Physiography; an Introduction to the Study of Nature," an elementary treatise, wherein, after describing the rocks, the waters, and the atmosphere, which make up the inorganic portions of the earth, he proceeds to consider the development of plants and animals, and their relations to each other and to the mineral kingdom, and concludes with an account of the astronomical relations of our planet as a part of the solar system.

It was the conception of the essential unity of nature, without which a true science is impossible, which inspired Humboldt to attempt, in his "Cosmos," a complete physiography, which was to be "a physical description of the universe, embracing all created things in the regions of space and in the earth." Humboldt elsewhere speaks of

"the idea of vitality . . . so intimately associated with that of the existence of the active, ever-blending natural forces which animate the terrestrial sphere," and, recalling the fact that the inorganic crust of the earth includes the same chemical elements that enter into the structure of animal and vegetable organisms, adds, "A physical cosmography would therefore be incomplete if it were to omit a consideration of these forces,—and of the substances that enter into solid and liquid combinations in organic tissues under certain conditions,—which, from our ignorance of their actual nature, we designate by the vague term of *vital forces*. The natural tendency of the human mind involuntarily prompts us to follow the physical phenomena of the earth through all their varied series, until we reach the final stage of the morphological evolution of vegetable forms, and the self-determining powers of motion in animal organisms." *

§ 28. The necessary complement to a scientific physiography is thus, as Humboldt has here pointed out, a philosophy of the material universe, or, in other words, a general physiology. The most complete attempt at thus systematizing nature is that of Lorenz Oken, who divided all philosophy into Pneumatophilosophy and Physiophilosophy, corresponding respectively to Spirit and to Nature. Physiophilosophy, as defined by him, is the science of the conversion of spirit into nature, and has for its object to show how, and in accordance with what laws, the material universe has been formed; to portray the first periods of the world's development from naught; to show how the heavenly bodies and the chemical elements originated; in what manner, by self-evolution into higher and manifold forms, these generated mineral species, became at length organic, and in man attained to self-consciousness.

* Humboldt's Cosmos, Otte's translation, Harper's ed., 1851, Author's Preface, p. viii.; and vol. i., p. 339–341.

Physiophilosophy is therefore the generative history of the world, or, in other words, the history of the process of creation. It aims, in the language of Stallo, to describe "the genetic evolution of the material world; therefore, also, its first origin in naught, and its subsequent development up to its limit, man, who is a complex of all preceding forms, includes all particular developments, and is, as it were, the focus where all the various tendencies of nature converge. . . . In man, all eternal activities, all divine ideas are gathered;" and thus it is that, in the words of the poet, he is enabled "to think again the great thought of the creation"*

§ 29. The origin of matter itself, Hylogeny, belongs to Pneumatophilosophy. The genetic process in the primal undifferentiated matter, with which Physiophilosophy first concerns itself, is by Oken considered under the two heads of Ontology and Biology. The successive steps in the ontological process are, first, Cosmogony, or the fashioning of the heavenly bodies from the previously formed matter; followed by the genesis therefrom of the chemical elements; Stoichiogeny. These elements give rise to mineral species, which together make up the earth; Geogeny. Biology, which has for its object the study of the organic world, is by Oken divided into Organogeny, with its subdivisions, and Phytosophy and Zoösophy, treating respectively of the development of plants and animals. In the organism we have "a combination of all the activities of the universe in a single individual body." The inorganic and the organic worlds are not only in harmony with each other, but are one in kind. Man, in whom self-

* "Schön ist, Mutter Natur, deiner Erfindung Pracht
Auf die Fluren verstreut; schöner ein froh Gesicht
Das den grossen Gedanken
Deiner Schöpfung noch einmal denkt."

KLOPSTOCK, *Ode*, *Der Zürchersee.*

Compare this with the language of Schelling, cited by Hegel; "über die Natur philosophiren heisst die Natur schaffen."

consciousness or Spirit manifests itself, represents the whole universe in miniature.*

§ 30. The physiophilosophy of Oken, of which we have given an outline, is thus identical in its aim and its plan with the earlier attempts of the Greek philosophers to which the name of physiology was given, and the two terms are, in fact, synonymous. The study of nature, as has been shown, divides itself into physiography and physiology, and this division applies equally to each one of the three great kingdoms of nature. Thus, for example, Physiographical Botany studies the relations of plants to each other as members of the vegetable kingdom, and investigates their external forms and relationships, by which we arrive at Systematic and Descriptive Botany, with its classification and terminology. These together give us Botany as a great division of Natural History. Physiological Botany, on the other hand, considers the individual plant in itself, as seen in its structure, growth and development, and in its relations to the other kingdoms of nature. It is properly divided into Structural Botany, which investigates the anatomy, organography, and morphology of the plant, and Vegetable Physiology, which studies the functions of the vegetable organism, its growth, nutrition, and decay, and the interdependence of the vegetable, animal, and mineral kingdoms.† The same distinctions and definitions

* Lorenz Oken, Physiophilosophy; Introduction, pp. 1–3, of Tulk's translation, published by the Ray Society, London, 1847. See also an excellent analysis of the system by J. B. Stallo in his Philosophy of Nature, Boston, 1848, pp. 221–330, from which we have quoted above. Errors in detail, and defects and obscurities, are to be found in the system of Oken, which even novices in science can to-day point out and criticise; but it must not be forgotten that his physiophilosophy has been a most potent influence in shaping and directing the scientific thought of the last two generations. Oken has been the inspirer and the teacher of the teachers of science.

† See Asa Gray, Structural and Systematic Botany; Introduction.

APPENDIX.

THE views set forth in §§ 20–23 may be compared with those concisely expressed by Huxley, since the preceding pages were printed, in his address in August, 1881, before the International Medical Congress in London. He therein concludes that the "contrast between living and inert matter, on which Bichat lays such stress, does not exist. . . . Living matter differs from other matter in degree, and not in kind; the microcosm repeats the macrocosm, and one chain of causation connects the nebulous original of suns and planetary systems with the protoplasmic foundation of life and organization." (*Nature*, Aug. 11, 1881, vol. xxiv. p. 346.

ZUR MORPHOLOGIE

DES

TRACHEENSYSTEMS.

VON

Dr. J. A. PALMÉN,

DOCENT DER ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT HELSINGFORS.

MIT ZWEI LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

LEIPZIG,
WILHELM ENGELMANN.
1877.

HELSINGFORS, DRUCK VON J. C. FRENCKELL & SOHN, 1877.

Herrn Professor Dr. **Carl Gegenbaur**

in Verehrung und Dankbarkeit

gewidmet

vom Verfasser.

Inhalt.

		Seite.
	Einleitung	VII.
I.	Das Tracheensystem, die Tracheenkiemen und die Stigmenbildung bei den Ephemeriden	1.
II.	„ „ „ „ „ Perliden	21.
III.	„ „ „ „ „ Libelluliden	34.
IV.	„ „ „ „ „ Trichopteren und Sialis	40.
V.	„ „ „ „ gewissen Arten der Ordnungen Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera und Coleoptera	55.
VI.	Schlussfolgerungen in Bezug auf das geschlossene Tracheensystem und die Stigmenbildung bei demselben	70.
VII.	Die Formentypen des unvollständig geschlossenen Tracheensystems der Insektenlarven	78.
VIII.	Das offene Tracheensystem	117.
IX.	Bemerkungen über die Vorläufer des Tracheensystems	129.
	Erklärung der Abbildungen	147.

Einleitung.

Die formenreichste aller Abtheilungen des Thierreichs, die der Tracheaten, wird vor Allem durch das Respirationsorgan, das *Luftröhren-* oder *Tracheensystem*, gekennzeichnet. Die äusserliche Mannigfaltigkeit dieser Thiere macht es natürlich, dass auch das genannte Organsystem, je nach den Gattungen und Arten, die Formen in der verschiedensten Weise wechselt. Bei den meisten Gattungen liegt jedoch die Identität der Organe auf der Hand, und selbst die extremsten Formen derselben, z. B. die sogenannten Tracheenlungen der Spinnen, sind als blosse Modificationen ganz derselben Luftröhre nachgewiesen, wie bei den Insekten vorkommen. Sieht man nun von den unwesentlichen, weil nur graduellen, Differenzen ab, welche sich z. B. in der spärlicheren oder reichlicheren Verzweigung der Tracheen kund geben, und legt das Gewicht auf das Verhältniss des Röhrensystems zum Integumente und dem umgebenden Aufenthaltsmedium, so ergiebt sich, dass sich die zahlreichen Formen auf *zwei morphologischen Haupttypen* reduciren lassen, welche man als *das offene* und *das geschlossene Tracheensystem* bezeichnet hat.

Das offene Tracheensystem wird durch das Vorhandensein von *offenen Mündungen, Stigmen,* gekennzeichnet, welche an bestimmten Stellen liegen. Durch diese wird die Luft direct in das Röhrensystem eingeführt, dessen zarte Wände den Gasaustausch mit der Körperflüssigkeit vermitteln. Diese Form kommt bei allen entwickelten, geschlechtsreifen Individuen, wie auch bei einer grossen Zahl Larven vor.

Das geschlossene Tracheensystem wird durch den *Mangel äusserer Mündungen* charakterisirt, in Folge dessen

die Tracheen nicht mit der atmosphärischen Luft communiciren können. Die directe Wechselbeziehung des Blutes mit dem umgebenden Medium wird durch das zarte Integument selbst vermittelt, entweder überall an der Körperoberfläche, oder speziell an gewissen Stellen, wo die äussere Haut verschiedene kiemenartige, reichlich mit Tracheenästen ausgestatte Ausbreitungen bildet, welche man als *Tracheenkiemen* bezeichnet. Diese Form des Tracheensystems kommt nur im Stadium der Larve vor, und zwar bei denjenigen, welche im Wasser oder parasitisch leben. Sie findet sich bei den *Ephemeriden*, *Perliden*, *Libelluliden* und *Trichopteren*, sowie auch dei einzelnen Gattungen der übrigen Insektengruppen, also meistentheils bei Insekten, welche sich in vielen Beziehungen als niedrige Formen erwiesen haben.

Wenn sich die verschiedenen Formen des Tracheensystems nun auch auf diese zwei Haupttypen zurückführen lassen, so ist es doch noch unentschieden, *welche von beiden die ursprüngliche und welche die abgeleitete ist.* Es liegt auf der Hand, dass die Beantwortung dieser Frage nicht nur für die Erklärung des gegenseitigen Verhältnisses der Gruppen, welche verschiedene Formen des Organsystems besitzen, sondern auch für die Erklärung der ersten Bildungszustände des Tracheensystems überhaupt, maassgebend wird. Die Beantwortung dieser Frage wird ausserdem die Richtung angeben, in welcher *das gesammte Organsystem genetisch abzuleiten ist,* und wird mithin ebenfalls zur Ermittelung der Herkunft der Tracheaten selbst beitragen.

Man hat diese Frage auf verschiedene Weise beantwortet. Da es theoretisch unmöglich erscheint, dass die Tracheen ursprünglich durch blosse Einstülpungen des Integumentes entstanden sind, welche von Anfang an als Respirationsorgane fungirten, und da sich vielmehr das Tracheensystem anfangs aus inneren Organen entfaltet haben muss, die nicht im Dienste der Respiration standen, sondern erst später dazu gelangten, nahm Gegenbaur [1]) an, dass das

[1]) Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie, Leipzig 1870, S. 441.

stigmenlose, geschlossene Tracheensystem die primäre Form des Organs sei, welche sich später in das offene differenzirte. Es schien dieses um so annehmbarer zu sein, als die geschlossene Form vorwiegend bei den niedrigen Insektenordnungen und zwar im unreifen Lebensalter des Thieres vorkommt, die offene hingegen bei den höheren Gruppen und im entwickelten Stadium. Die Umwandlung des einen Systemes in das andere war schwierig zu verstehen; sie liesse sich vielleicht durch das Abwerfen der Tracheenkiemen bei den *Ephemeriden* erklären, wodurch an den Austrittstellen der abgeworfenen Tracheenäste aus dem Körper die Stigmen sich wie Narben bilden sollten. Nach dieser, durch directe Untersuchungen allerdings noch nicht begründeten, Vermuthung müsste also ein Stadium *mit Kiemen* demjenigen *mit Stigmen* vorangehen; die stigmentragenden Insekten wären daher von kiementragenden abzuleiten, welche letztere die primitiven wären.

Diese Antwort stand jedoch mit der wirklichen Vertheilung der Stigmen bei grossen Gruppen nicht in Einklang. Es wurde daher auch die entgegengesetzte Ansicht ausgesprochen, dass nämlich die offene Form die ältere und die stigmenlose die abgeleitete sei. Für diese Ansicht wurden, ausser der Vertheilung der Stigmen, theils ontogenetische theils andere indirecte Gründe angeführt, welche ich weiterhin noch besprechen werde.

Allein durch *directe Beobachtungen* und Thatsachen ist die Frage nicht endgültig entschieden. Vor Allem fehlen nämlich immer noch genaue Angaben, *wie sich das geschlossene Röhrensystem der angegebenen Larven bei der Metamorphose öffnet*, d. h. *auf welche Weise die Stigmen bei denselben entstehen.* Und doch ist gerade dieser Vorgang der einzige, und zugleich der sicherste Weg, die Frage zu beantworten. Die Aufgabe vorliegender Arbeit ist daher zunächst den genannten Vorgang beim Oeffnen der Stigmen festzustellen und dann die Frage in derjenigen Richtung genetisch weiter zu verfolgen, welche sich aus dem Laufe dieser Untersuchung ergiebt.

am Hinterleibe dieser Art längs den beiden Seiten herunter die Haut gleichsam gerunzelt ist, und dass hier die Luftlöcher liegen; „doch habe ich nicht nachgeforscht, ob alle Ringe dergleichen haben.“ C. G. Carus[1]) bildete bei der Larve von *Cloeon* nur die Längsstämme mit sehr wenigen Aesten und keinen Stigmen ab. Burmeister[2]) zählte bei *Ephemera* 10 Stigmen, von denen kurze Stämme ausgehen, die in ein Hauptlängsgefäss von beträchtlicher Weite und der Länge des ganzen Körpers sich einsenken. An beiden Spitzen theilt dieser sich in Aeste zum Kopf und Mastdarm; in jedem Ringe hingegen zweigt sich ein grösserer Ast nach innen ab, welcher zwischen Darm und Ganglienkette, ohne Aeste abzugeben, mit dem anderen Längsstamme communicirt. Die übrigen Aeste entspringen den Stämmen in der Gegend der Stigmen, und vertheilen sich nach allen Organen.

L. Dufour[3]) erwähnt von dem ganzen Respirationsapparat der Ephemeriden nur, dass er demjenigen der Libelluliden ähnlich ist, und dass zwei Paare thoracale aber keine Hinterleibs-Stigmen vorkommen. Von diesen Stigmen erwähnt aber Verloren[4]) nichts, trotzdem er die Längsstämme bei *Cloeon* abgebildet hat. Ebenso wenig wird das Organsystem von Pictet[5]) in seiner Monographie dieser Familie berücksichtigt; ohne eigene Beobachtungen vorzulegen sagt er nur, dass sich die „hauptsächlichsten“ Stigmen am Thorax befinden. Hieraus lässt sich aber nicht schliessen, ob er am Hinterleibe unbedeutende Oeffnungen beobachtet hatte, oder solche daselbst nur voraussetzte.

In den letzten Decennien sind die Ephemeriden allerdings mehrmals, und besonders durch Eatons Monogra-

---

[1]) C. G. Carus, Entdeckung eines Blutkreislaufes in den Larven netzflügeliger Insekten, Leipzig 1827, Pl. III, Fig. 2.

[2]) Burmeister, Handbuch der Entomologie, 1839.

[3]) L. Dufour, Recherches anat. et phys. sur les Orth., les Hym. et les Neuroptères; Mém. Acad. d. sc.; VII, 1841.

[4]) Verloren, Mém. sur la circulation dans les Insectes; Mém. de l'ac. roy. de Belgique, XIX, Pl. I, Fig. 1.

[5]) Pictet, Hist. nat. des Insectes Neuroptères. Ephémérides. 1845.

phie [1]) systematisch und descriptiv bearbeitet worden; aber die innere Organisation derselben, sowie auch die äussere Formverschiedenheit der Larven sind dabei ganz vernachlässigt. In den neueren Arbeiten findet man daher über die Lage und Zahl der Stigmen bei den Imagines fast keine weiteren Aufschlüsse, als die vorher bekannten; wenigstens sind keine für die Behandlung unserer Frage genügende Thatsachen gegeben. Wir sind mithin fast ausschliesslich auf eigene Beobachtungen angewiesen.

Der **Structur** nach sind die Tracheen der Ephemeriden ebenso gestaltet wie bei den anderen Insektengruppen; ihre Wände bestehen aus zwei Schichten. Die äussere Membran, welche früher für eine homogene Bindegewebsschicht gehalten wurde, ist eine zellige Peritonealhaut, in welcher durch die gewöhnlichen histochemischen Reagenzien die Zellenkerne (mit Karmin, Hæmatoxylin u. a.) sowie auch die Zellengrenzen (mit Ueberosmiumsäure, Goldchlorid, Silbernitrat u. a.) nachweisbar sind. Die innere Membran der Tracheenwände ist die bekannte mit Spiralleisten versehene Chitin-intima.

Als **Untersuchungsmaterial** haben mir von dieser Familie folgende Arten zu Gebote gestanden:

Oligoneuria rhenana Imh.; — Larve, Subimago, Imago.
Polymitarcys virgo Oliv.; — S., I.
Palingenia longicauda Oliv.; — S., I.
Ephemera lineata Eaton; — Exuvien, S., I.
Potamanthus luteus Linn.; — L., S., I.
Leptophlebia marginata Linn.; — S., I.
» *castanea* Pict.; — L., S., I.
» sp.; — L.
Cœnis sp.; — L.
» sp.; — L.
Ephemerella ignita Pod.; — (L.?), S., I.
» *œnea* Pict.?; — L.
» sp.; — L.

---

[1]) Eaton, A Monograph on the Ephemeridæ; Transactions of the Entom. Soc. of London, 1871, S. 1. — Mit einem sehr ausführlichen Verzeichniss der bezüglichen Literatur.

Cloeon dipterum Linn.; — L., S., I.
Baetis binoculatus Linn.; — L., S., I.
» *Rhodani* Pict.; — L., S., I.
» spp. indet.; — L., S., I.
Heptagenia semicolorata Curt.; — I.
» *flavipennis* Duf.; — L., S., I.
» *elegans* Curt., Eat.; — L., S., I.
» *fluminum* Pict.; — L., S., I.
» *venosa* Fabr.; — L., S., I.
» *insignis* Eat.; — L., S., I.

Mit Ausnahme von *Palingenia longicauda* Oliv., von welcher Art ich einige Exemplare aus Ungarn Herrn Prof. Fr. Brauer in Wien und zahlreiche aus Holland Herrn D:r C. Ritsema in Leiden verdanke, sind sämmtliche Arten in den Umgebungen von Heidelberg, die meisten an den Ufern des Neckar, während der Sommer 1875 und 1876 von mir gesammelt. Einige sind nur als Larven beobachtet, und die Species deswegen nicht näher bestimmt worden [1]).

In Bezug auf die **Verzweigung des Tracheensystems** hat die Untersuchung weder zwischen den successiven Stadien der Larve, noch zwischen Larven und Imagines (abgesehen von den Stigmen) erhebliche Differenzen constatirt. Auch die einzelnen Arten sind unter sich nicht wesentlich verschieden. Da die Differenzen von keiner Bedeutung für die in der Rede stehende Frage sind, ist es zweckmässig, sie zu übergehen und nur das Gemeinschaftliche hervorzuheben.

Die beiden Längsstämme des Tracheensystems erstrecken sich durch den ganzen Körper und geben in jedem Segmente einige ziemlich constante Aeste ab. Diese entspringen meistens alle zugleich aus einem und demselben Verzweigungspunkte in der basalen Hälfte der Segmente, und dieser Trennungspunkt ist oft pigmentirt; oder auch zweigen sich (wie bei *Polymitarcys virgo* Ol.) die Aeste vereinzelt ab. Jeder

---

[1]) Die von Joly in seinen vielen kleinen Schriften wiederholentlich erwähnte, zu den Ephemeriden gerechnete Gattung *Prosopistoma* kenne ich nicht aus eigener Anschauung.

derselben zerfällt in zahlreiche Zweige, und zwar oft gleich von der Wurzel an, so dass sie, besonders bei den grösseren Arten, mehrfach in einem und demselben Segmente vorzukommen scheinen. Am homonomsten sind die Aeste in den *acht ersten Hinterleibssegmenten* [1]). In diesen Segmenten sind folgende, meistens constante Aeste hervorzuheben:

Ein *dorsaler Ast* zu den Muskeln eines jeden Dorsalhalbringes; er entspringt meistens vom Verzweigungspunkte, jedoch bei *Pol. virgo* in den hinteren Segmenten immer mehr rückwärts.

Ein *ventraler Ast* zum nächst liegenden Ganglion, sowie zu den Muskeln desselben Sternits.

Ein *queerlaufender Verbindungsast* entsteht zwischen den beiden Längsstämmen entweder durch eine Anastomose zwischen Zweigen des ventralen Astes, z. B. im ersten Hinterleibssegmente einiger Arten, oder auch ganz selbstständig vom Stamme. Bei *Cloeon* kommt ein solcher Ast nur im neunten Segmente zu Stande; bei *Ephemera, Potamanthus, Polymitarcys, Palingenia* u. a. in fast allen; in diesem Falle verläuft er gleichmässig stark längs der Intersegmentalfalte, zwischen dem Darm und der Ganglienkette, nach beiden Seiten kleine Muskeläste abgebend.

Ein *visceraler Ast* entspringt vom Verzweigungspunkte und versorgt die Eingeweide. Er ist in den basalen Seg-

---

[1]) Die Anzahl der Hinterleibssegmente wird verschieden angegeben. De Geer sagt (op. cit.) *neun*, und vor kurzem hat Joly dieselbe Anzahl (bei *Cœnis*) ebenfalls angegeben; Reaumur, Rambur (Hist. nat. d. ins. nevr., 1842) Burmeister und Eaton geben *zehn* an, wie es meine eigenen Beobachtungen auch bestätigen. Lacaze-Duthiers giebt für alle *Orthoptera, Neuroptera* etc. eilf „urites" an (Arm. gen. femelle; Ann. d. sc. nat. III Sér. XIX, S. 229); wahrscheinlich nach ihm sagt auch P. Mayer (Ontogenie und Phylogenie der Insekten; Jenaische Zeitschr. X, 1876), dass *eilf* Ringe vorhanden sind. — De Geer lässt die weiblichen Generationsorgane richtig zwischen dem VII und VIII Ringe ausmünden und hat also das *letzte* (zehnte) Segment übersehen. Von einem eilften Hinterleibsringe ist weder äusserlich noch in der inneren Organisation eine Spur zu finden. Die mittlere Spitze, welche Lacaze-Duthiers für ein selbstständiges „urite" hält, ist entschieden nur ein Theil des zehnten.

menten weniger bedeutend, wird aber in Segm. VII und VIII beträchtlich grösser und versorgt hier das Ende des Mitteldarms und den Afterdarm. — Die reiche Verzweigung der Tracheen im Enddarm steht, wie schon bei Eaton[1]) angegeben, in Beziehung zu einer respiratorischen Function dieses Darmabschnittes. Ich habe bei jungen Larven besonders von *Baetis* Eat. (*Cloe* Pict.) und *Cloeon* beobachtet und mit karmingefärbtem Wasser controllirt, dass der Afterdarm schluckweise Wasser aufnimmt, bis er gefüllt ist und dann alles auf ein mal wieder abgiebt, um sich gleich wieder zu füllen. Diese Darmrespiration entspricht mithin derjenigen der Libellulidenlarven.

Ein Ast zu den *Geschlechtstheilen* entspringt meistens in den III—V Segmenten entweder als Zweig der visceralen Aeste oder selbstständig vom Stamme aus.

Das relativ enge Lumen des Darmes bei der Larve und die Beweglichkeit des Organs bedingt, dass die Visceraläste meistens vertical gegen den Längsstamm liegen. Aber durch die Metamorphose erweitert sich der Darm beträchtlich und seine Wände legen sich an die Körperwand; in Folge dessen liegen bei der Imago die visceralen Aeste mehr oder weniger parallel mit dem Längsstamme nach hinten gerichtet. Sie verlaufen an dessen oberem Rande und erscheinen im VIII Segmente als starke, mit dem Hauptstamme fast gleichwerthige Endverzweigungen.

Ein *Tracheenkiemenast* (Fig. 1, *rbr*) kommt in jedem kiementragenden Segmente, mithin meistens in den sieben ersten des Hinterleibes vor. Er ist überhaupt der grösste von allen Aesten; seine Stärke entspricht jedoch der Entfaltung der resp. Kiemenblätter. Ganz schwach ist er also bei *Ephemerella ignita* Pict.(?); so ebenfalls im ersten Segmente bei *Cloeon*, bei welcher Gattung der erste Kiemen ein zweigliedriges fingerähnliches Organ ohne respiratorische Bedeutung bildet. Bei letztgenannter Gattung ist der Kiemen

---

[1]) Eaton, Notes on some species of Cloeon: Ann. of nat. hist. 3 ser. XVIII, p. 145.

am siebenten Segmente gänzlich abortirt [1]). Gewöhnlich entspringt der Kiemenast nur im ersten Segmente direct vom Verzweigungspunkte mit den anderen Aesten zusammen; aber in den übrigen gewinnt er grössere Selbstständigkeit und entspringt allein weiter rückwärts, in der apicalen Hälfte des Segmentes. Er verläuft meistens gerade in das Kiemenblatt hinein und verzweigt sich hier verschiedenartig je nach den Gattungen; bei *Polymitarcys virgo* Oliv. (Fig. 5, *rbr* bei der Imago) macht er dabei einen Bogen nach oben, aussen und hinten. Vor seinem Eintritt in das Blatt giebt er gewöhnlich einige kleine Muskeläste ab.

Die Längsstämme zerfallen innerhalb der zwei letzten Segmente (IX, X) in mehrere Zweige, welche den vorher verzeichneten nicht genau zu entsprechen scheinen. Sie verlaufen nach den Muskeln und den äusseren Geschlechtsorganen. Die beiden seitlichen Schwanzborsten empfangen jeder einen Tracheenast; der mittlere erhält entweder keinen wesentlichen Ast, oder auch, bei denjenigen Arten (*Potamanthus, Leptophlebia* etc.), deren Imagines drei Schwanzborsten behalten, einen Ast von jeder Seite, welche parallel mit einander gegen die Spitze hin verlaufen.

---

[1]) Eaton, (On some points in the anatomy of the immature *Cœnis macrura;* Trans. Ent. Soc. of London, 1868, S. 281) beschreibt eingehend die äusseren Organe der Larve dieser Gattung. Er sagt dabei, dass das *zweite* Hinterleibssegment Kiemen entbehrt, und dass das *dritte* eine verdickte Lamelle als Kiemen trägt, unter welcher die Tracheenkiemen der vier folgenden Segmente liegen. In seiner Monographie der Ephemeriden (1871) wiederholt er diese Zahlen. Ich finde das in eine stärker chitinisirte, elytrumartige Deckplatte transformirte Kiemenblatt eben *am zweiten* Segmente inserirend, und zwar in derselben Weise, wie alle Tracheenkiemen der folgenden vier Segmente (III—VI), welche zart und gefranzt sind. Es ist also das letzte Paar Kiemen, dasjenige am *siebenten* Segmente, welches sich nicht entwickelt hat, ohne Zweifel da es ausserhalb des Schutzes der Deckplatte liegen sollte. — In seinen zwei Aufsätzen über die Larve von *Cœnis* hat Joly (Mém. de la soc. d'hist. nat. de Toulouse 1871, und Revue des soc. savants, 2 sér. T. III, 1873) allerdings viel Phrasen, aber wenig Beobachtungen gegeben. Er scheint sogar nicht entscheiden zu können, ob nicht die Deckplatten *dem Thorax* angehören.

Im *Thorax* strecken sich die beiden Längsstämme in gerader Richtung nach vorn, unterhalb der beiden in der Medianlinie an einander liegenden dorsalen Längsmuskeln, sowie längs der Medianseite der senkrecht, zwischen Rücken und Brust, verlaufenden lateralen Muskelbündeln; sie verlaufen mithin unmittelbar längs der oberen Wand des Darmkanals. Bei *Potamanthus luteus* Linn. machen sie beim Ein- und Austreten in Mesothorax ein Knie durch Anpassung an die Muskelbündel. Auch in diesem Körperabschnitt entspringen die Aeste von Verzweigungspunkten, welche den resp. Segmente entsprechen, und zwar in der vorderen Hälfte der Meta- und Mesothorax, fast an der Grenze derselben gegen das nächst vorherliegende. Die Aeste der hinteren Gruppe gehen jedoch nicht einzeln vom Stamme selbst aus, sondern bilden (Fig. 6, *b*) alle zusammen anfangs einen *gemeinschaftlichen Communications-ast*, welcher sich vom Stamme aus zwischen den Muskeln gegen die Brustseiten hin begiebt und hier in Zweige zerfällt. Folgende Thoracaläste sind zu unterscheiden:

zahlreiche *dorsale* und *ventrale Muskeläste;*

ein starker, verzweigter Ast zum *Darmkanal;*

ein grosser Ast zu jedem der entsprechenden *zwei hinteren Beinpaare.* — Als Zweig desselben, oder fast selbstständig, entspringt

ein Ast zu jeder *Flügelanlage*, welcher sich in einer den Längsadern der Flügel ziemlich entsprechender Weise vertheilt [1]).

---

[1]) Gegen die von Gegenbaur ausgesprochene Ansicht (Grundz. d. vergl. Anat. 1870, S. 442), dass die Flügel und die Tracheenkiemen bei den Ephemeriden homodyname Anhänge (dorsale Gliedmassen) wären, hat Fritz Müller (Jenaische Zeitschr. IX) in seinen Beiträgen zur Kenntniss der Termiten erwiedert, dass die Flügel aus seitlichen Fortsätzen der Rückenplatten der Thoracalsegmente, und nicht aus Tracheenkiemen, entstehen; die flügelförmigen Fortsätze „sind gerade die einzigen Theile, denen Luftröhren gänzlich fehlen.“

Dies ist wenigstens bei den Ephemeriden nicht der Fall. Ganz wie die Kiemen anfangs keine Tracheen zeigen, später aber reichlich mit solchen versehen sind, lassen sich auch in den Flügelanlagen anfangs keine oder ganz wenige, aber später recht viele Aeste entdecken. Der

Vom vordersten Verzweigungspunkte setzt sich der Längsstamm nach vorn fort und zerfällt gleich im Prothorax in zwei Aeste, *einen unteren* und *einen oberen.* Der erstgenannte bildet die Fortsetzung des Stammes, da er die Kopfgliedmassen versorgt. Der obere Ast giebt im Prothorax keine Zweige ab, zerfällt aber beim Eintritt im Kopf in Aeste:

gegen den *Scheitel* hin, wo dieser Ast sich mit einigen anderen verbindet;

zum *Auge* seitwärts;

zu den *Nebenaugen;*

zum *Ganglion supra-oesophageum;*

in die *Antennenwurzel,* bei einzelnen Arten weit hinein, — und schliesslich in der *Oberlippe.*

Der Hauptstamm oder der *untere* Prothoraxast giebt Zweige in folgender Ordnung ab:

einen Ast zu den *Vorderbeinen;*

Muskeläste zum Prothorax und dem Trochanter;

einen im Halse sich abzweigenden Ast, der sich gegen den *Scheitel* begiebt, und hier von beiden Seiten, sowie mit den entsprechenden Zweigen der oberen Prothoraxäste (Fig. 7), eine feste Verbindung [1]) eingeht; — ferner

einen Ast, der sich unterhalb des Queerbalkens, welcher das Hinterhauptsloch in zwei Etagen theilt [2]), und dann unterhalb des *Ganglion infra-oesophageum* in die *Unterlippe* hinein begiebt.

---

entwickelte Flügel besitzt in fast jeder Längsader eine Trachee, längs welcher das Blut kreist. Dasselbe ist nach meinen Beobachtungen bei Perliden und Hemerobien u. a. der Fall. (Vergl. auch Bowerbank, Observations on the Circul. of Blood and the Distrib. of the Tracheæ in the Wing of *Chrysopa;* The entom. Mag. IV, 1837, S. 179; — sowie Verloren, Mémoire sur la Circulation des Insectes; Mém. de l'ac. roy. de Belgique, T. XIX, 1844, S. 25).

[1]) Die vier im Scheitel zusammenstossenden Aeste bilden in ihrem Kreuzpunkt einen rundlichen, aus concentrischen Chitinschichten bestehenden Körper (Fig. 7, *n*), dessen Bedeutung ich nicht kenne. Einen ähnlichen dorsalen Kreuzpunkt bilden die Aeste in fast allen Segmenten bei *Geophilus* unter den Myriopoden.

[2]) Vergl. Leuckart in Wagners Zootomie, II, 1847, S. 12.

Der Hauptstamm setzt sich oberhalb des genannten Queerbalkens fort, giebt einen Ast an die *Maxille* und einen zum *Mandibel;* er zerfällt schliesslich in mehrere kleine Aeste zur Muskulatur im unteren vorderen Theile des Kopfes. —

Nach der eben gegebenen Beschreibung der Verzweigungen, endigen die beiden Längsstämme vorn und hinten, wie auch alle Aeste derselben, in feine Spitzen, welche sich in den Organen vertheilen. In einzelnen Theilen, wie in den Kiemen, anastomosiren die Spitzen mit einander und bilden mithin in den Endverzweigungen Schlingen. Das Tracheensystem der Larve ist also *ganz geschlossen,* und keine offene Mündungen, Stigmen, sind vorhanden. Man könnte sogar glauben, das Tracheensystem wäre nirgends continuirlich mit dem Integumente verbunden. Bei genauerer Aufmerksamkeit stellt sich jedoch bald heraus, dass dies dennoch der Fall ist. Während ihres Verlaufes durch den Körper sind nämlich die beiden Längsstämme bei der Larve *durch zehn Paare dünne farblose Fäden oder Stränge an der Körperwand befestigt.* Diese ganz constant vorkommenden Stränge gehen immer von den erwähnten Verästelungspunkten in der basalen Hälfte der II—XI Rumpfsegmente aus, mithin vom Mesothorax bis im VIII Hinterleibssegmente (Fig. 1, *f*); sie verlaufen ziemlich gerade nach aussen zwischen den lateralen Muskeln, verästeln sich nie und inseriren im Seitenrande des Körpers, und zwar im Hinterleibe nahe am *vorderen* Rande der Segmente, und im Thorax an den Nähten zwischen den Pleurenstücken. Die Länge dieser Stränge wechselt; am kürzesten sind sie überhaupt im Thorax, wo sie auch mehr abgeplattet sind, und daher in einer schiefen Linie inseriren. Etwas länger sind sie im Hinterleibe derjenigen Arten, welche cylindrisch sind (bei *Polymitarcys virgo* Oliv. 0,1 mill., *Baetis binoculatus* Linn. 0,15, *Cloeon dipterum* Linn. und *Potamanthus luteus* Linn. 0,3). Am längsten sind die Stränge im Hinterleibe der platten Larven (*Heptagenia,* bei *H. venosa* Fabr. bis 0,4 mill.), bei denen die Längsstämme dicht im seitlichen Winkel keinen Platz

finden könnten. Sie bestehen aus einem inneren soliden Chitinstrang, welcher unmittelbar in die Chitinintima der Tracheenstämme und die Chitincuticula des Körpers übergeht, und ferner aus einer Epithelschicht, welche einerseits eine continuirliche Fortsetzung der Peritonealhaut oder des Plattenepithels der Tracheenstämme ist, und andererseits in die chitinogene Schicht des Integumentes, die sogenannte Hypodermis sich fortsetzt. Diese Stränge sind in der lebendigen Larve mehr oder weniger durchsichtig, nie pigmentirt; und weil sie luftleer oder nicht hohl sind, werden sie leicht übersehen. An Alkoholexemplaren werden sie von den umgebenden nicht durchsichtigen Muskeln verdeckt. An gut karminbehandelten Stücken kommen jedoch die Kerne des Epithels zum Vorschein, und kennzeichnen den Strang; bei genauer Kenntniss seiner Lage kann man beim lebendigen Thiere ihn auch ohnehin finden. In den zwei letzten Segmenten sowie im Prothorax und Kopf vermisst man die Stränge, wenigstens in dieser Form, gänzlich.

Bei den Ephemeriden sind nur sehr selten blasenförmige Erweiterungen an den Tracheen vorhanden. Ich kenne nur zwei bei *Polymitarcys virgo* Oliv., eine länglich rundliche (Fig. 6, *d*) am Längsstamme im Metathorax, und eine spindelformige am oberen Prothoracalaste.

Nach diesen Notizen über die Verästelung des Tracheensystems wollen wir jetzt die **Entstehung der Stigmen** betrachten und zunächst einige Angaben früherer Autoren vorausschicken.

Swammerdamm, de Geer und Reaumur haben bereits genau beschrieben, wie die reife Larve ihre Haut abstreift und wie die dadurch entstandene, bereits geflügelte Subimago durch eine nochmalige Häutung sich zur Imago verwandelt, welche fortpflanzungsfähig ist. Als wohl bekannt können wir daher diesen Vorgang unbeschrieben lassen. Dagegen wird es nöthig sein genau festzustellen, wie das Tracheensystem sich bei der Metamorphose verhält. — Swammerdamm erwähnt, dass seines Erachtens nach die L

[illegible]

Ist also der Ansatz der Tracheenkiemen bei den Larven der Lage der Stigmen bei den Imagines entsprechen sollte, so ist es nahe, auch eine genetische Beziehung beider Organe zu einander zu vermuthen. Diese Vermuthung wurde auch ausgesprochen, indem Gegenbaur, wie in der Einleitung angegeben wurde, hierin den Schlüssel zur Stigmenbildung bei den Ephemeriden, und für die Tracheaten überhaupt, finden wollte. — Es handelt sich also um die Frage: wie verhalten sich die Kiemenäste zu den bei der Metamorphose sich bildenden Stigmen?

---

[1]) Burmeister, Handbuch der Entomologie. II, 1839.

[2]) Gerstäcker in: Bronn, Classen und Ordnungen des Thierreichs, V, 1867, S. 124.

Bei den Insektenlarven mit offenen Stigmen hat man wiederholentlich nachgewiesen, dass an der äusseren Haut die Chitincuticula, und am Darm und an den Tracheen die Chitinintima sich löst, und dass eine neue Schicht sich unter derselben allmählich bildet; die alte Chitinhaut wird dann auf einmal abgestreift, und zwar aus den Tracheen durch die Stigmen ausgezogen. Man hat diesen Vorgang sogar als unerlässlich für den Wachsthum des Röhrensystems anerkannt. In Folge des Mangels an offenen Stigmen beim geschlossenen Systeme hat man bei demselben einen Wechsel der Tracheenintima für unmöglich angesehen, ohne dass man jedoch die Weiterentwickelung des Organsystems näher überlegte. Nach dieser Ansicht dürften also die von den Insekten mit geschlossenem Systeme abgeworfenen Exuvien *nur* aus der integumentalen Cuticula bestehen und keine Aeste der Tracheenintima enthalten. Meine Untersuchungen haben indessen gezeigt, dass auch bei Mangel an offenen Stigmen ein vollständiger Wechsel der Tracheenintima der Larve bei jeder Häutung zu Stande kommt. Es geschieht dies bei den Ephemeriden folgendermaassen.

Vor der Häutung hebt sich das dünne Epithel der Tracheenwände, d. h. der eigentlich plastische Theil derselben, die Peritonealhülle, von der Chitinintima (wie auch die Hypodermis von der äusseren Cuticula) ein wenig ab, und fängt an, eine neue Schicht abzusetzen. Sämmtliche alte Chitinröhre stecken mithin in äusserst dünnwandigen neuen (vergl. Fig. 1 und 2). Die oben beschriebenen Stränge unterliegen ganz derselben Veränderung; ihre innere Chitinachse verbleibt dabei mit der Cuticula, wie auch die Peritonealhaut mit der Hypodermis, in Verbindung. Die allmählich in Folge des Wachsthums des Körpers gespannte Cuticula übt dann durch die Stränge auf die alte Intima der Tracheenlängsstämme eine solche Spannung aus, dass dieselben an bestimmten Stellen (Fig. 1 und 2 bei * am Längsstamme) in einige, den Anheftungsfäden entsprechende, Stücke zerreissen, wobei die enthaltene Gasmasse in das neue umschliessende Röhrensystem strömt. Wenn schliesslich die äuss

Cuticula, wie es bei den meisten Insekten geschieht, längs dem Rücken des Thorax sich öffnet und das Thier durch die Oeffnung aus der Haut, den Exuvien, kriecht, bleiben die erwähnten Chitinstränge immer noch mit der alten Cuticula in Verbindung (Fig. 2), und sie ziehen durch die momentan entstandenen Oeffnungen im Integumente die resp. Stücke der Längsstämme mit allen ihren Aesten aus den neuen Tracheenröhren heraus. In den Exuvien findet man daher (Fig. 3) die Büschel der spiralgeringelten Tracheenintima an gelblich hyalinen, gerade nach vorn gerichteten Schaften längs beiden Seiten liegen. Ihre Insertionsstellen sind besonders an den durchsichtigen Exuvien leicht zu erkennen und geben daher am genauesten die Lage der im Larvenkörper weniger auffallenden Anheftungsfäden an. Beim Herausziehen führt der *erste* Strang nicht nur alle Aeste aus seinem eigenen Verzweigungspunkte mit, d. h. die Verzweigungen des Meso- und Prothorax sowie des Kopfes, sondern auch den Längsstamm des Metathorax bis zur Abzweigung des gemeinschaftlichen Wurzeltheiles der Aeste des letztgenannten Segmentes (Fig. 6, *a*). Von hier an folgt der Stamm mit dem *ersten Strange des Hinterleibes* (Fig. 6, *c*); der *Metathoraxstrang* hingegen führt nur die Aeste aus seinem eigenen Verzweigungspunkte, sowie ihren eben genannten gemeinschaftlichen Wurzeltheil mit sich (Fig. 6, *b'*, *b*). Die *Hinterleibsstränge* ziehen ihre entsprechenden Aeste mit dem nächst vorher liegenden Stücke des Längsstammes heraus (Fig. 3); nur der *letzte* Strang (VIII) nimmt ausserdem noch alle Aeste aus den beiden letzten Segmenten. Der Demarkationspunkt zwischen den Gebieten des siebenten und achten Hinterleibsstranges ist der Trennungspunkt des visceralen Aestes des siebenten Segmentes, welcher mit dem Strange dieses Segmentes folgt.

Wie schon gesagt setzt sich die Peritonealhülle der Stränge rund um ihre Chitinachse continuirlich in die Hypodermis fort; durch das Ausziehen der Chitinstränge entstehen mithin ebenso viele *Oeffnungen* (Fig. 2, *s*), die sich aber nur momentan halten. Sie *schliessen sich nämlich gleich wieder* ohne weder Luft aus den Tracheen noch Wasser hinein

zu lassen, trotzdem die Abstreifung unter Wasser geschieht. Das Lumen dieser neuen dünnwandigen Röhren verschwindet, und die Peritonealhülle erzeugt aufs neue denselben wenigstens anscheinend soliden Strang, (Fig. 1, *f*), wie die, welche vor der Häutung vorhanden waren. — Bei jeder Häutung der Larve wiederholt sich dieser Vorgang, sei es auch, wie bei *Cloeon*, mehr als 20 Mal [1]). Erst die letzte Larvenhäutung aber, sowie die der Subimago (Fig. 6), durch welche die reife Imago entsteht, zeigt einen wesentlicheren Unterschied, welcher sich durch das Verhältniss der *Tracheenkiemen* sowie der eben besprochenen *momentanen Oeffnungen* kund giebt. Wir wollen beide für sich betrachten.

Die **Tracheenkiemen** der Ephemeriden sind einfache oder doppelt vorhandene Blätter, mit oder ohne Zweige, oder auch hinter einem Blatt gelegene büschelförmig verzweigte Aeste. Sie sitzen an den (meistens sieben) ersten Hinterleibssegmenten und zwar an deren hinteren Ecken (Fig. 1, 2, *br*). Am Thorax sind mir keine vorgekommen [2]), wohl aber an der Unterseite des Kopfes bei *Oligoneuria*. Bei den Häutungen der Larve verhalten sie sich ganz wie jeder andere äussere Körpertheil: sie streifen (Fig. 3, *ex*) ihre äussere Cuticula und ohne Zweifel auch ihre Tracheenintima in gewöhnlicher Weise ab, und ihre Exuvien sind daher ganz leer. Bei der Metamorphose dagegen reissen die Kiemenäste, entweder (*Polymitarcys*, *Palingenia*) nach der Abzweigung der kleinen Muskeläste, also beim Eintritt in das Kiemenblatt (Fig. 5, *rbr*),

---

[1]) Siehe Lubbock, On the develop. of *Chloeon dimidiatum*; Trans. Linn. Soc., Lond., 1863 und 1865.

[2]) Joly macht in seiner Abhandlung: Étude sur le premier age de la *Palingenia Roeselii* Joly (Mém. Soc. Sc. Nat. Cherbourg, T. XVI) folgende Mittheilung: „à la base du trochantin de chacune des pattes de la première paire on trouve chez la *Palingenia Roeselii* des houppes trachéennes isolées.“ Da er aber nirgends anderswo in der Abhandlung diese neuentdeckten Organe beschreibt, und da an seiner Abbildung derselben Larve (Pl. 1, Fig. 1) die unter den Seiten der Augen hervorsteckenden äussersten Spitzen der Kiemenblätter keineswegs geeignet sind über die Organe einen genügenden Aufschluss zu geben, so muss ich die gemachte Mittheilung einstweilen gänzlich auf sich beruhen lassen.

oder auch (bei den meisten Arten) dicht am Längsstamme selbst (Fig. 1, 2, bei * an der Wurzel des Astes *rbr*); im letzten Falle bleiben bisweilen jedoch etliche Reste als dunkle Fremdkörper im Segmente liegen. Das Kiemenblatt bleibt in seiner Cuticula (Fig. 3, *br*) und mithin in den Exuvien zurück, indem es sich an der Wurzel vom Körper ablöst. Die Peritonealhülle des abgerissenen Tracheenastes sowie die Hypodermis *schliessen sich* aber gleich darauf wieder. Als Spur des vorhanden gewesenen Organes bleibt nur eine Narbe im Integumente und eine Unregelmässigkeit in der Anordnung der Spiralleisten der Tracheenwand an den betreffenden Stellen des Längsstammes (Fig. 2). In derselben Weise lösen sich auch die beiden Kiemenbüschel an der unteren Seite des Kopfes bei *Oligoneuria*[1]) und bleiben vollständig an den letzten Larvenexuvien hängen. Es ist mir *kein Fall* vorgekommen, dass die Tracheenkiemen der Ephemeriden bei der Metamorphose sich, wie bei der Larve der Fall ist, einfach äusserlich häuten und dass sie nach der Abstreifung am Körper, d. h. am entwickelten Insekte, *persistiren*.

Während die bei den Abstreifungen momentan entstandenen *Oeffnungen im Integumente* sich bei den unreifen

---

[1]) Joly hat die Larve von *Olig. rhenana* Imh. („*garumnica* n. sp.") beschrieben und abgebildet, leider aber beides sehr oberflächlich (The Zoologist, Aug. 1873, S. 3655—57; und Bull. de la Soc. d'études scientifiques d'Angers 1876, S. 37—46). — Die Larven von *Oligoneuria* tragen an der Unterseite des Kopfes vor dem Halse zwei grosse Büschel von Tracheenkiemen. Die Hinterleibskiemen bestehen aus einem Büschel, welcher von einem verdickten convexen Blatte bedeckt wird; sie gehören demnach zum Typus der Gattung *Heptagenia*. An den Segm. II—VII sitzen sie, wie normal, auf der Dorsalseite und sind auffallend klein. Auch am ersten Segmente sind sie ähnlicher Form, aber viel grösser und scheinbar ventral, weil der Seitentheil des Tergits über den Seitenrand hinüber reicht und daselbst den Kiemen trägt. — Die Larven waren bei Heidelberg ziemlich häufig unter Steinen in Strömungen des Neckar, liessen sich aber nicht lange Zeit lebendig halten; nur eine Subimago entfaltete sich mir, und keine habe ich im Freien gefangen, trotzdem ich Larven-exuvien fand. Das Ausschlüpfen dieses Exemplares geschah sehr langsam.

Larven gleich wieder schliessen, weil die Wände zusammengedrückt werden und mit einander verschmelzen, ist dieses bei der letzten Häutung der reifen Larve nicht mehr der Fall. Die Peritonealhülle hebt sich nämlich diesmal (Fig. 2) überall bedeutend weiter von der alten Chitinwand ab, und zwar besonders an den Anheftungsfäden. Die neuen Chitinröhren der Subimago besitzen mithin ein viel grösseres Lumen als diejenigen der Larve, was man besonders leicht an den zum Ausschlüpfen eben fertigen Exemplaren oder an solchen, die bei dieser Operation im Wasser erstickt sind, beobachten kann. Die Erweiterung der Luftröhren ist für den Flug des Insektes vom grössten Belang. Die momentan entstandenen Oeffnungen sind ebenfalls grösser, und nach dem Ausziehen der Chitinachse behalten die Röhren ihr Lumen die Mündungen derselben obliteriren nicht, sondern bleiben mehr oder weniger offen stehen. Diese Oeffnungen sind die **Stigmen** und die neugebildeten Röhren sind die Stigmenäste des jetzt offenen Tracheensystems des entwickelten Insektes (Fig. 2, *s*, Fig 6, s^2).

Konnte man aus den gewöhnlichen Larvenexuvien leicht schliessen, wo die Anheftungsfäden der Längsstämme im lebendigen Körper zu suchen waren, so zeigen diejenigen der ausgeschlüpften reifen Larven durch die Insertionstellen der Stränge genau die Lage der Stigmen bei der Subimago. Es ist leicht an fertigen Larven dieselbe Operation selbst vorzunehmen, und die Chitinintima der Larve mit der Pincette als weisse silberglänzende Fäden aus dem Körper zu ziehen und dabei die Lage der Stigmen zu beobachten. Es sind mithin bei der Subimago am Thorax zwei Paare und am Hinterleibe acht Paare offene Stigmen vorhanden.

Das schon flugfertige Insekt (die Subimago) streift bekanntlich bei den meisten Arten noch einmal Exuvien ab, wie dies bei keiner anderen Insektengruppe der Fall ist; bei dieser, der allerletzten Häutung des Thieres, wiederholt sich derselbe Process wie vorher; jetzt aber vermittelt die Chitinintima der offenen Stigmenäste das Ausziehen der Intima aus dem Tracheensystem, und es ist in den Exuvien wenig-

stens an den grösseren Thoracalstigmen[1]) leicht nachweisbar, dass die Büschel der Intimazweige durch einen hohlen Schaft an der Körpercuticula haften. Weil die früheren Häutungen meistens im Wasser geschahen, bleiben diese Büscheläste in den Exuvien frei flottirend; aber auf dem Trocknen abgestreift kleben sie an einander. Die Subimago häutet sich bekanntlich auf dem Trocknen und langsamer als die Larve; deswegen sind auch die Intimaäste in den Exuvien derselben an einander zu peitschenartigen Fäden geklebt, welche, mit den Spitzen nach vorn gerichtet, an der abgestreiften Cuticulawand haften. Sie lassen sich mithin nicht so auffallend als Zweige einer spiralgeringelten Tracheenintima erkennen, wenn sie nicht im Wasser aufgeweicht und ausgebreitet werden. *Bei dieser letzten Häutung bleiben die Stigmen der Imago in Zahl und Lage unverändert wie bei der Subimago.*

Wird mithin die *Lage* der zehn Paare Stigmen durch die Insertionsstellen der resp. Anheftungsfäden bei der Larve bestimmt, so hängt die *Grösse* derselben von der Menge der herausgezogenen Aeste der Chitinintima ab. Sie sind am Thorax am grössten; da die zahlreichen Aeste hier eine gemeinschaftliche Höhle dicht an der Thoraxwand bilden, bleibt von der letzteren nur eine dünne Lamelle übrig, welche in der Mitte längs der Insertion des genannten Bandes in schräger Linie durchbrochen wird. Das Stigma wird mithin hier von zwei dünnen Lippen begrenzt, und kann durch die Bewegung derselben geschlossen werden. Bei *Polymitarcys* schliessen dieselben nicht vollständig, sondern zeigen weit geöffnete ovale Löcher (Fig. 6, *s*). Im Hinterleibe sind die Stigmen kleiner, rundlich, und oft schwer von aussen nachzuweisen, da ihre Mündung

[1]) In Eatons Monograph on the Ephemeridæ (1871) S. 15 wird eine Abhandlung von Tuffen West citirt (Descr. of the Skin cast by an *Ephemeron* in its Pseudimago condition; Trans. Microsc. Soc. London XIV, S. 69—70, Pl. VII, 8—11), welche mir nicht zugänglich war. Ich verdanke der Gefälligkeit des Herrn R. McLachlan in London folgende Notiz: „The most noticeable feature is the presence“ (in den Exuvien) „of two main tracheary tubes, which appear to arise at either side from the anterior part of the prothorax.“ — Es sind diese die Intima-äste, welche aus den vordersten (den Mesothorax-) Stigmen ausgezogen worden sind.

nicht immer ganz offen steht und man also nicht direct hineinsehen kann. Dass solche jedoch hier vorhanden sind und dass die Chitinwände nicht mit einander, wie vorher, verwachsen, kann ich durch vollständige Reihen von Queerschnitten [1]) von *Palingenia longicauda* Oliv. Imago nachweisen (vergl. Fig. 4, *s*; bei anderen Stigmen derselben Schnittreihe sind die Ränder der Mündungen weniger auseinander, jedoch nicht verwachsen). Da der Stamm bei der Imago dichter an der Körperwand liegt, als bei der Larve, wird die Länge der Stigmenäste oft ganz reducirt, und derselbe lässt sich dann ohne Queerschnitte nicht gut demonstriren.

Sämtliche abgestreifte **Exuvien** lassen sich also leicht unterscheiden. Alle bestehen aus der Körpercuticula und den Tracheenintima-zweigen. Diejenigen *der unreifen Larve* zeigen nur die hyaline äussere Haut der Tracheenkiemen (Fig. 3, *ex*); die der sich metamorphosirenden *reifen Larve* enthalten das Gewebe der Tracheenkiemen selbst (Fig. 3, *br*), und in Folge dessen lässt sich an den von der *Subimago* abgestreiften Exuvien keine Spur dieser Organe mehr finden, während sich bei den letztgenannten Exuvien die Cuticula der ganz entfalteten Flügel leicht mit Flüssigkeit füllen und somit vollständig ausbreiten lässt. Erst nach dieser Häutung geht die reife *Imago* mit ihrer ausgeprägten Farben und durchsichtigen Flügeln hervor.

Der bisher beschriebene Vorgang beim Oeffnen des Tracheensystems ist bei den Ephemeriden der normale; es sind mir nämlich unter den zur Untersuchung vorgekommenen Arten nur sehr wenige **Ausnahmen der Regel** vorgekommen, die jetzt zu berücksichtigen sind.

---

[2]) Bei der Anfertigung vollständiger Reihen von Schnitten habe ich das ganze Stück mit stark ammoniakalischer Karminlösung gefärbt und, nach vollständigem Auswaschen, wieder gehärtet. Als Einbettungsmasse habe ich die von E. Rosenberg und Bunge in Dorpat erfundene Masse (vergl. Schwalbe, Jahresbericht über d. Fortschr. d. Anat. und Phys. im J. 1875, Bd. IV, S. 6, 7) benutzt. Es ist dabei vortheilhaft, vor dem Aufgiessen der Masse die Hohlräume des Objectes dadurch zu füllen, dass man das ganze Stück in Soda-Eiweiss einige Augenblicke liegen lässt.

von Pictet [1]), Newport [2]) u. a. bereits beschrieben worden. Von Stigmen zählte L. Dufour [3]) zwei Paare am Thorax und sechs am Hinterleibe, welche letztgenannte am Vorderrande der basalen Segmente sich befanden. Gerstäcker [4]) giebt hingegen drei grössere Thoracalstigmen und sieben kleinere Hinterleibsöffnungen an, welche Zahlen ich weiter unten noch besprechen werde. Ueber das gegenseitige Verhältniss beider Organe, der Kiemen und der Stigmen, sind von Newport und Gerstäcker Beobachtungen und Ansichten ausgesprochen welche den meinigen, aus eigenen Untersuchungen hervorgegangenen, widersprechen. Um denselben einer eingehenderen Kritik unterwerfen zu können, scheint es nothwendig, zunächst meine Resultate in Bezug auf die Oeffnung der Stigmen mitzutheilen.

Zwischen den einzelnen Arten, sowie zwischen dieser und der vorher behandelten Familie sind allerdings Verschiedenheiten in Bezug auf die Verzweigung der Tracheen vorhanden; sie sind aber für unsere Frage von keinem grösseren Belang, können deswegen unberücksichtigt bleiben. Dagegen ist es nöthig hervorzuheben, dass bei den Perliden in denselben Segmenten, wie bei den Ephemeriden, ähnlich gebildete Fäden die beiden Längsstämme an der Körperwand befestigen. Im Thorax inseriren diese am Vorderrande der Meso- und Metapleuren, als kurze breite Bänder, weshalb es scheint, als wären die Längsstämme hier in einer schiefen Linie an der Thoraxwand fest verwachsen, wie auch bei den Ephemeriden der Fall war. Im Hinterleibe inseriren die etwas längeren dünneren Stränge an den Vorderecken der Tergiten, ganz ebenso, wie ich für den Ephemeriden an Fig. 1 und 2 abgebildet habe. Die Larven streifen mehrmals ihre Haut ab, wenn auch nicht so oft, wie die der Ephemeriden. Auch hier löst

---

1) Pictet, Hist. Nat. des Ins. Neuroptères: Perlides. Genève 1841.

2) Newport, On the Anatomy and Affinities of *Perlodes* [illegible] Newm.: Trans. Linn. Soc. XX. 1851. S. 425.

3) L. Dufour, Recherches sur [illegible] Mem. pres. à l'Ac. d. Sc. 1841.

4) Gerstäcker, Ueber das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten: Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874.

sich die Hypodermis sowie die Peritonealhaut der Tracheen von der Chitinschicht ab, und zwar ebenfalls um die Anheftungsstränge; die äussere Cuticula führt dann, vermittelst der Chitinstränge (Fig. 11, *f*, zwischen Pro- und Mesothorax), die Zweige der alten Tracheenintima (*rtr*) mit sich, nachdem der Stamm in eine entsprechende Anzahl Stücke zersprungen ist, ganz wie es für die Ephemeriden (Fig. 1—3) angegeben wurde. Bei den Larvenhäutungen schliessen sich die entstandenen momentanen Oeffnungen gleich wieder, aber bei der Metamorphose bleiben sie offen und stellen **die Stigmen** (Fig. 9, 10, s^1—s^4) dar. Diese sind daher in Zahl und Lage gleich denjenigen der Ephemeriden, *zwei Paare am Thorax und acht Paare am Hinterleibe.* Die Exuvien (Fig. 11) sowohl der jüngeren wie der älteren reifen Larven enthalten mithin, wie bei den Ephemeriden, die Büschel der Intimaäste. Aus der Larve geht nur ein einziges geflügeltes Stadium, das der Imago, hervor.

Um nun die Beziehungen der so entstandenen Stigmen der Imago zu den **Tracheenkiemen** der Larve zu erläutern, ist es nöthig die verschiedenen Arten der letzterwähnten Organe der Perliden aus einander zu halten und jede dieser Arten für sich zu betrachten. Zunächst wollen wir die Perliden absondern, welche

(I) *gar keine Tracheenkiemen tragen*, sondern durch die ganze zarte Körperhaut athmen. Bei diesen ist nämlich von Hause aus jede genetische Beziehung der Stigmen zu Tracheenkiemen gänzlich ausgeschlossen; die Stigmen werden einzig und allein durch den bereits beschriebenen Vorgang geöffnet.

Bei den *mit Kiemen ausgestatteten Perlidenlarven* sind diese Organe bei verschiedenen Species bekanntlich nicht nur in Bezug auf Zahl und Form viel inconstanter als bei den Ephemeriden, sondern dieselben haben sogar ihren Ansatz an sehr verschiedenen Körpertheilen. Die Lage derselben an Körperabschnitten, welche später bei der Imago Stigmen tragen, oder an solchen, die Stigmen nie erhalten, bedingt also für die Tracheenkiemen der Larven eine ungleiche Indication bei der Oeffnung der Stigmen mitwirken zu

können. Es sind überhaupt folgende *Gruppen von Tracheenkiemen* jede für sich in Betracht zu nehmen:

II. *Prosternalkiemen* am Vorderrande des ersten ventralen Brustschildes, sowie auch *Sternalkiemen* auf der Mitte desselben;

III. *Analkiemen* auf beiden Seiten der Afteröffnung, an der Wurzel der zwei Schwanzborsten;

IV. *Pleuralkiemen* oder laterale Kiemenqvasten an den Seiten des Brustkastens;

V. *Laterale Hinterleibskiemen* am Seitenrande des Abdomens. —

Prosternalkiemen (II) kommen nach Pictet und Gerstäcker bei einigen Arten von *Nemoura* (*N. cinerea* Oliv., *lateralis* Pict. und *inconspicua* Pict.), sowie nach Newport bei *Pteronarcys regalis* Newm. vor; sie bilden schlauchförmige Blindsäcke, welche vom vorderen Rande des Prosternums abwärts hängen. Die auffallende Entdeckung Newports (op.cit.), dass die Tracheenkiemen überhaupt bei der letzterwähnten Art von der Larve auf die Imago übergehen, gab Gerstäcker (op. cit.) Veranlassung speciell die in Europa vorkommenden Arten, welche als Larven Prosternalkiemen tragen, in dieser Hinsicht näher zu untersuchen. Es gelang ihm zu constatiren, dass auch diese *bei der entwickelten Imago persistiren.*

Selber habe ich diese Persistenz der Prosternalkiemen bei *Nemoura cinerea* Oliv. durch sich häutende Larven und durch Confrontiren der Larve mit der Imago (an nicht weit von Baden-Baden gefangenen Exemplaren) zu bestätigen Gelegenheit gefunden. Sie bilden, wie bei der von Gerstäcker abgebildeten *N. lateralis*, sechs cylindrische Schläuche (Fig. 12C), welche am Vorderrande des Prosternums herabhängen. Ausserdem habe ich bei einer anderen unbenannten Art von *Nemoura* zahlreiche Schläuche (Fig. 12A, *brp*) gefunden, welche auch am Prosternalrande zu zwei Paare Büschel zusammen sitzen und welche gleichfalls nur die Cuticula abwerfen und bei der Imago ebenso hervorragend sichtbar bleiben. In der Mitte des Prosternums der letzgenannten Art (Fig. 12A, *brs*) sitzen ausserden zerstreute ganz

kleine Blasen, welche Tracheenkiemen sind. Vier ganz dergleichen Organe (Fig. 13, *brp*) fand ich ausserdem am Vorderrande des Prothorax einer Larve von einer mir unbekannten Art *Nemoura*, jedoch nur an der einen Seite, nicht an der anderen. Keiner dieser kleinen anfangenden Prosternalkiemen werden abgeworfen, sondern bei der Metamorphose nur gehäutet; sie werden dabei aber contrahirt, so dass derselben an der Imago keine Spur mehr zu finden ist.

Schon Pictet hat bei Larven von *Perla* ein Paar Büschel von Tracheenkiemen beschrieben, welche an der inneren Seite der beiden Schwanzborsten sitzen (Gruppe III), und bei *Pteronarcys* sind solche *Analkiemen* ebenfalls vorhanden. Wie Newport bei letztgenannter Gattung gefunden hat, dass die Kiemen an der Imago persistiren, habe ich dasselbe auch für *Perla abdominalis* Burm., *cephalotes* Curt. und *bicaudata* L. (Brauer) beobachtet. In derselben Weise, wie ich es weiter unten für die übrigen Kiemen dieser Arten beschreiben werde, streifen auch die Analkiemen nur ihre Cuticula ab und bleiben im collabirten Zustande am Körper sitzen. Die feinen Endblätter derselben bleiben aber nicht wie die Prosternalkiemen prall am Körper der Imago zurück, sondern schrumpfen ganz ein und werden von ihren schuppenartig abgeplatteten Wurzeltheilen fast ganz versteckt. Die Exuvien zeigen daher nur die leere handschuhförmig abgezogene äussere Haut der Tracheenkiemen.

Die besprochenen Organe der Gruppen II und III sind also in keiner Weise bei der oben beschriebenen Oeffnung der Stigmen betheiligt, und zwar nicht allein weil sie an Stellen vorkommen (am Vorderrande des Prothorax und am Analsegmente), wo sich überhaupt bei der Imago keine Stigmen öffnen, sondern auch weil sie *bei der Imago persistiren.*

Es sind also noch nur die Gruppen IV und V eingehend zu prüfen, für welche in der That eine genetische Beziehung zwischen den Tracheenkiemen der Larven und den Stigmen der Imagines nicht unmöglich scheinen könnte und von zwei Autoren auch angenommen worden ist.

Quastenförmige Pleuralkiemen (IV) wurden von

Newport in seiner oben citirten Abhandlung bei *Pteronarcys regalis* Newm. beschrieben; wie die vorher erwähnten Tracheenkiemen persistiren nach ihm auch diese zum Theil bei der Imago. Es sitzen nämlich am Sternum und an den Brustseiten mehrere Paare Büschel solcher Organe. Von denjenigen, welche an den Pleuren sitzen, sagt Newport dass „one tuft exists in the pupa in the place of the future prothoracic and mesothoracic spiracles, wich is wanting in the imago, in wich the spiracles exist" (S. 429), — und fernerhin, dass die ganz wie bei den anderen Insekten gelegnen Thoracalstigmen „are covered in the pupa by branchiæ" (S. 434). Nach dieser Angabe werden gewisse, an den Pleuren sitzende Tracheenkiemen bei der Metamorphose abgeworfen, und die Stigmen verdanken diesem Vorgang ihre Entstehung. Ausserdem existiren nach demselben Autor Tracheenkiemen auf der „inferior lateral surface of the first and second abdominal segments, in situation nearly corresponding to the usual place of spiracles in other insects" (S. 430). Diese Kiemen sind ihrer Lage nach *laterale Hinterleibskiemen* (V), und verbleiben nach Newport bei der Imago vorhanden. Derselbe Verfasser fügt dann hinzu, dass die an den übrigen Segmenten vorhandenen „false abdominal spiracles, one pair at the sides of each segment — — are situated at the precise spot occupied in the second abdominal segment by the last pair of branchiae„ (S. 434). Daraus geht offenbar hervor, dass das *Abfallen* der Pleuralkiemen die thoracalen Stigmen entstehen lässt, wogegen das *Persistiren* der lateralen Kiemenbüschel des Hinterleibes an den Stellen, wo sich sonst Stigmen bilden sollten, die Entstehung solcher unmöglich macht. Beide Organe ständen also nach Newport in genetischer Beziehung zu einander.

Ferner beschreibt Pictet quastenförmige Pleuralkiemen zu drei Paaren an den Seiten des Thorax bei *Perla marginata* Pz. (*abdominalis* Burm., Brauer), *cephalotes* Curt. und *bipunctata* Pict. (*bicaudata* L., Br.). Er bezieht sich auf Burmeisters Beobachtungen und lässt jeden Büschel aus einzelnen Gruppen von Kiemenblättern bestehen, in deren

Mitte ein „stigmate imperforé," dem künftigen Stigma genau entsprechend, steht (Pictets Pl. 3, Fig. 2, an der Wurzel der mittleren Gruppe von Blättern). Mit dieser Beschreibung übereinstimmend erwähnt Gerstäcker [1]) bei denselben Arten „sechs quastenförmige Kiemen, in ihrem Ansatz den späteren Thoraxstigmen entsprechend" (S. 213). Doch ist aus seiner Darstellung nicht ersichtlich, ob er angeben will, dass die Kiemen in Bezug auf ihre Lage zum Körper überhaupt sich so wie die Stigmen verhalten, — oder ob er meint, dass beide exact denselben Platz einnehmen und sich also bei der Larve und der Imago gegenseitig ausschliessen, wie Newport es für *Pteronarcys* angegeben hat. Im letztgenannten Falle könnte einzig und allein durch das Abwerfen des einen Organs das andere entstehen. In Folge der Art und Weise seiner ganzen Darstellung könnte man nur die letzte Alternative annehmen. Aber dann theilt Gerstäcker (S. 229) die von ihm gemachte Entdeckung mit, „dass auch bei denjenigen *Perla*- Arten, deren Larven quastenförmige und ihrem Ansatz nach den späteren Thoraxstigmen entsprechende Kiemen besitzen, noch Rudimente derselben der Imago verbleiben." Diese befinden sich am Hinterrande der drei thoracalen Stigmenpaare bei P. *marginata* und *cephalotis* und werden kurz beschrieben. Wenn wirklich nach Gerstäckers Auffassung die Thoracalstigmen bei *Pteronarcys* durch das Abwerfen der entsprechenden Kiemenpaare enstehen, und wenn ferner eine ähnliche Stigmenbildung auch für die verwandte Gattung *Perla* anzunehmen ist, so bleibt die von Gerstäcker nachgewiesene Existenz der Rudimenten von den muthmaasslichen Vorgängern der Stigmen *gleichzeitig mit den Stigmen selbst* in keiner Weise begreiflich. Ueber diesen Hauptpunkt der Frage giebt jedoch Gerstäcker keinen Aufschluss, sondern behält sich nur die nähere Untersuchung vor, ob die Kiemen bei den lebendigen Individuen von *Perla* Luft tragen und möglichenfalls noch respiratorische Bedeu-

---

[1]) Gerstäcker, Ueber das Vorkommen von Tracheenkiemen, Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874.

tung besitzen. Da derselbe Verfasser, meinem Wissen nach, seitdem über diesen Gegenstand keine Beobachtungen veröffentlicht hat, und meine eigene Untersuchung schon abgeschlossen war, ehe ich diesen Abschnitt von Gerstäckers Arbeit genügend berücksichtigt hatte, kann ich nicht unterlassen meine Beobachtungen hier folgen zu lassen.

Den oben citirten Angaben über *sechs* Kiemenbüschel (drei den Stigmen entsprechenden Paare) bei *Perla* kann ich nicht zustimmen, indem ich bei den Larven der erwähnten Arten entschieden *sechs Paare* finde. Das erste, dritte und fünfte Paar entspringt aus der weichen Haut zwischen den Thoracalpleuren und den Coxen; zum leichteren Unterschied bezeichne ich sie als *Supracoxalkiemen*. Das zweite, vierte und sechste Paar (das letzte ist in Fig. 8 abgebildet) entspringt dagegen aus der weichen Haut zwischen Pro- und Meso-, ferner Meso- und Meta-, und schliesslich Meta-thorax und dem ersten Hinterleibsringe. Aber diese letztgenannten sitzen *nicht den Stigmen genau entsprechend, sondern dicht unter und hinter denselben;* sie können mithin als *Substigmalkiemen* unterschieden werden. Hatte Gerstäcker beobachtet, dass die Kiemen dieser Arten sich „im Anschluss an den Thoraxstigmen noch als geringfügige Rudimente auffinden lassen“ (S. 214 Note), so kann ich angeben, dass *die Larvenkiemen gar nicht abgeworfen werden* sondern nur ihre Cuticula abstreifen und gänzlich *an der Imago persistiren* (Fig. 10, *br*[1], *br*[2]). Sie sitzen, wie schon der erwähnte Autor angiebt (aber alle sechs Paare), an denselben Stellen bei der Imago wie bei der Larve. Zwei Büschel, von jeder Kategorie einer, stehen nahe beisammen, die zwei hintersten am nächsten; und dieses ist der Grund, weshalb sie als nur drei Paare angegeben sind. Wenn eine Confrontation der Larve mit der Imago in irgend welcher Weise Zweifel über ihr Vorhandensein bei letzterer lässt, so wird man davon durch den ersten Blick auf den letzten Larvenexuvien überzeugt, welche die ganz leere Cuticula der Kiemen zeigt. Das von Pictet erwähnte und abgebildete „stigmate imperforé“ ist gerade die Insertionsstelle der resp. Stränge oder Anheftungsfäden der Thoraxwand; hier bleiben an

den Exuvien (Fig. 11, s^1) die Büschel von Intima Aeste (*rtr*, *trl*) hängen, und hier öffnen sich bei der Imago die Stigmen (Fig. 10, *s*). Es wird *nur* durch diesen Vorgang überhaupt möglich, dass *gleichzeitig* mit den Stigmen die Kiemen persistiren.

Die am Körper zurückgebliebenen Büschel sind jetzt an der Imago ganz zusammengeschrumpft, indem die einzelnen Blättchen eines jeden Büschels in einem Zipfel zusammenkleben, welcher unter dem von Gerstäcker schon beschriebenen und abgebildeten (Gerst., Fig. 20, *br*) Chitinplättchen versteckt sitzt. Das letztgenannte Organ ist der abgeplattete gemeinschaftliche Wurzeltheil der einzelnen Kiemenbüschel; er zeigt noch Spuren ganz derselben leicht erkenntlichen Sculptur, wie bei der Larve. Wird das eben ausgeschlüpfte Insekt gleich in Spiritus aufgehoben, so steckt der Zipfel von Blättchen noch weit heraus (vergl. meine Fig. 9, *br*) und diese lassen sich nach Aufweichung im Wasser durch vorsichtige Zerzupfung mit einer feinen Borste ausbreiten. Es gelingt dies auch bei älteren im Freien gefangenen Imagines, obgleich nicht ganz so deutlich. An frisch ausgekrochenen in Alcohol gehärteten Exemplaren habe ich nach Färbung mit Karmin, nach Ausbreitung und Aufhellung des Präparates mit Nelkenöl die Organe in soweit studiren können, dass ich feine Tracheen, die wie bei den Larven vertheilt sind, constatiren kann. Da aber auch diese Aeste eben bei der Metamorphose in oben beschriebener Weise ihre alte Intima abgestossen haben, und das zarte Organ mithin sehr zusammengeschrumpft ist, führen die Tracheen hier im lebendigen Zustande kaum mehr Luft. Sollte auch dies der Fall sein, so sind die Organe nur morphologisch vorhanden, haben aber jede physiologische Bedeutung für die Respiration verloren, um so mehr, als ihr Besitzer jetzt durch offene Stigmen atmosphärische Luft athmet.

Ausser bei den bisher schon bekannten drei grossen Arten von *Perla* habe ich Pleuralkiemen auch bei der Larve einer kleineren Art *Nemoura* gefunden, welche ich jedoch aus Mangel an der Imago nicht bestimmen kann (nicht weit von Baden-Baden gefangen). Sie sind aber nicht so entfaltet, wie

jene, sondern (Fig. 13, *brm*) erscheinen als zahlreiche ganz kurze, einfache Blasen zwischen Pro- und Mesothorax, jedoch nur auf der einen Seite des Thieres. Die Exuvien zeigen, dass sie nicht abgeworfen werden. Ganz dasselbe ist mit einigen ähnlichen Blasen (Fig. 12 B, *br*) der Fall, welche ich bei der Larve von *Nemoura cinerea* Oliv., auch nur an der einen Seite, zwischen den basalen Hinterleibssegmenten gefunden habe, und welche als anfangende laterale Hinterleibskiemen anzusehen sind. Diese werden bei der Metamorphose enthäutet, contrahirt und sind an der Imago ganz verschwunden (wie auch die Prosternalkiemen von *N. cinerea*, Fig. 12A, *brs*).

Nach dieser Ermittelung möchte ich Newports Angabe über das *Abwerfen einzelner Kiemen* bei der verwandten, mir zur Untersuchung nicht vorliegenden, Gattung *Pteronarcys*, und besonders über die dadurch hervorgerufene Oeffnung der Stigmen als unrichtig bezeichnen. Es lässt sich nicht bezweifeln, dass die Stigmen auch bei dieser Gattung durch ähnliche, nahe an den Wurzeln der Kiemen inserirende Stränge geöffnet werden, wie bei *Perla*. Dass Kiemenbüschel in der Nähe dieser Stränge mechanisch mitgerissen werden können ist kaum wahrscheinlich, bleibt aber vorläufig noch durch Exuvien oder genaue Confrontation der Larve mit der Imago, mit Evidenz festzustellen. Aber sogar wenn dieses nachgewiesen würde, wäre der Verlust eines Kiemenbüschels keineswegs als eine *bedingende Ursache* für das Oeffnen der Stigmen sondern als eine *secundäre Nebenwirkung*, ganz untergeordneter Art, zu bezeichnen.

Dass die schon oben erwähnte Schwierigkeit, nach Gerstäckers Arbeit die Ansicht des Verfassers über den Oeffnungsmodus der Stigmen zu bestimmen, nicht unbegründet ist, finde ich ausserdem durch das bestätigt, was derselbe Verfasser über das Verhältniss der Hinterleibskiemen (Gruppe V) zu den Stigmen mittheilt. Bei der Gattung *Diamphipnoa* sind, nach Gerstäckers bereits citirten Abhandlung[1]) (S. 209), quastenförmige, ventral gelegene Kiemen an den

[1]) Siehe auch: Gerstäcker, Zur Morphologie der *Orthoptera am-*

Seiten der vier ersten Hinterleibssegmente vorhanden, wie sie nach Newport auch *Pteronarcys* an den zwei ersten trägt. Die nächstfolgenden mit keinen Kiemen ausgestatteten Segmente sind hingegen an den entsprechenden Stellen mit permeablen Stigmen versehen. Es ist anzunehmen, dass im Falle Gerstäckers Ansicht mit der schon von Newport ausgesprochenen *nicht* übereinstimmte, er dies auch zur Sprache gebracht hätte. Der Mangel einer Wiederlegung scheint mir mithin zu bedeuten, dass Gerstäcker Newports Annahme über die Stigmenbildung, trotz der S. 27 besprochenen Controverse in Bezug auf die Persistenz der Kiemen, doch nicht in Abrede stellt. Da meine Auffassung dieser Frage die entgegengesetzte ist, nehme ich Veranlassung dieselbe mitzutheilen und zu begründen. Da aber weder von den besprochenen exotischen Arten *Pteronarcys* und *Diamphipnoa*, noch von den europäischen Formen der erstgenannten Gattung Exemplare mir zu Verfügung stehen, werde ich auf die von den Autoren selbst gegebenen Beobachtungen und Figuren hinweisen.

Nach aller Erfahrung sitzen die Hinterleibsstigmen am Basalrande der Segmente, wie Newports Fig. 17 *s* und Fig. 5 es für *Pteronarcys*, Gerstäckers Fig. 8 für eine *Nemoura*, und meine eigene Beobachtungen an mehreren *Perliden* (*Perla*, *Dictyopteryx*, *Chloroperla*, *Nemoura*) gezeigt haben. Bei den Larven sind hingegen die Hinterleibskiemen mehr gegen den hinteren Rand der Segmente gelegen. Wenn nun beim Ausschlüpfen der Imago der Hinterleib sich zusammenzieht, gerathen die Kiemenwurzeln in die Intersegmentalfalten, und werden vom Hinterrande des Halbringes theilweise verdeckt. In derselben Weise nähert sich der Hinterrand auch dem nächstfolgenden Stigma; der Endzipfel der Kiemen wird mithin das Stigma fast verdecken. Beide Organe, die mit einander nichts gemein haben, können auf dieser Weise scheinbar dieselbe Lage einnehmen, trotzdem

---

phibiotica, Berlin 1873, — welche Abhandlung ich aber leider nur aus Gerstäckers nächst folgende Arbeit (1874) kenne.

sie zwei verschiedenen Segmenten angehören: so wird Newports Figur 5 ganz begreiflich. Die theilweise verdeckten basalen Stigmen der beiden ersten Segmente sind also von Newport und Gerstäcker nur übersehen.

Es ist um so auffallender, dass beide Autoren die Existenz von Stigmen speciell am *ersten* Hinterleibssegmente verneinen, als beide doch dieselben genau beschrieben, nur aber einem anderen Körperabschnitt, dem Metathorax, zugetheilt haben. Während nämlich beide in Bezug auf den Hinterleib dem Princip folgen, dass das beinahe intersegmental gelegene Stigma dem *nächst hinter* gelegenen Segmente zugezählt wird, da es ganz deutlich innerhalb des *Vorderrandes* dieses Segmentes liegt, — so geben sie doch in Bezug auf den Thorax einem anderen Princip den Vorzug. Sie beschreiben nämlich die drei ersten Stigmen des Körpers als dem *Hinterrande* der resp. drei Thoracalringe angehörend, und benennen sie auch nach denselben Segmenten. Der Grund zu dieser Auffassung liegt allein darin, dass das dritte Stigma den beiden vorderen in Form und Grösse sehr häufig, und speciell in diesem Falle, bei weitem ähnlicher ist, als den, von Newport nur als „false spiracles" bezeichneten, unbedeutenderen Hinterleibsstigmen. Aber eine solche rein habituelle Aehnlichkeit ist keineswegs ein genügender Grund, ein Stigma, welches bei den Perliden und den Ephemeriden ganz offenbar *innerhalb des ersten Hinterleibsringes liegt*, durch die willkürliche Benennung „Metathoraxstigma" auf einen für dasselbe fremden Körperabschnitt überzuführen. Dies ist nicht einmal dann erlaubt, wenn der erste Hinterleibsring dem Thorax so angepasst ist, dass er mit diesem ein einziges Ganzes ausmacht, wie bei den *Hymenopteris apocritis* [1]). Sein Stigma gehört allerdings dann dem *Brustkasten* an, aber da dieser nicht aus drei sondern *vier* Ringen zusammengesetzt ist, ist es auch möglich, dass hier drei Stigmen [2]) vorkommen. Sollten jedoch nur

[1]) Vergl. Gerstäcker, Ueber die Gattung *Oxybelus* Latr.; Zeitschr. für die gesammten. Nat. wiss., 1867, S. 1.

[2]) Leuckart (Lehrb. d. Anat. d. wirbellosen Thiere, Leipzig

zwei vorhanden sein, so hängt die Benennung selbstverständlich davon ab, welches von den beiden hinteren Paaren eingegangen ist. Ist dieses mit dem zweiten, dem Metathoraxstigma, der Fall, so kann dessen physiologischer Stellvertreter, das Stigma des vierten Segmentes (sonst des ersten Hinterleibsringes), doch keineswegs den morphologisch begründeten Namen des verschwundenen Stigmas übernehmen [1]). Die von Gerstäcker (S. 223) allerdings mit Recht hervorgehobene Inconsequenz über Pro- und Meso-thorax-Stigmen, aber von keinem Metathorax-Stigma zu sprechen, wird allein dadurch beseitigt, dass man die erstgenannten deswegen *Meso-* und *Metathorax*-Stigmen nennt, weil sie am Vorderrande *dieser* Körperringe liegen, und dass man dem Prothorax, wie dem Kopfe und den beiden Analsegmenten, offene Stigmen abspricht, oder ihre Homologa noch zu suchen hat [2]).

Die Untersuchung hat also nachgewiesen, dass die Tracheenkiemen der beiden letzten Gruppen (IV und V) *sich ebenso verhalten wie die anderen.* Die Kiemen haben allerdings ihren Ansatz an denselben Segmenten, wo Stigmen später geöffnet werden, aber jedoch an ungleichen Theilen dieser Körperringe. Sowohl ihre Persistenz wie ihre ungleiche Lage verbieten also jede Betheiligung an dem schon beschriebenen Vorgange beim Oeffnen der Stigmen. —

Nachdem nun alle Gruppen von Tracheenkiemen bei den Perliden in Einzelnheiten durchmustert sind, hat sich über **das Verhältniss der Tracheenkiemen zu den Stigmen** folgendes für unsere Frage nicht unwesentliches Resultat heraus-

1847, S. 86), wie auch die meisten übrigen Autoren übersehen mithin das wirkliche, dem Metathorax angehörige Stigma und lassen dessen Paar bei den Hymenopteren nicht vor diesem, wie bei den übrigen Insekten, sondern *am Metathorax selbst* liegen.

[1]) Dieselbe Bemerkung ist neulich auch von Paul Mayer ausgesprochen (Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insekten; Jenaische Zeitschr., X, S. 137). Da er aber seine Gründe allein den Arbeiten von Bütschli und Kowalevsky über die Entwickelung entnommen hat, dürften die obigen auf eigenen Untersuchungen begründeten Einwürfe vielleicht nicht überflüssig sein.

[2]) Weiterhin werde ich in dieser Abhandlung auf die letzterwähnte Frage zurückkommen.

gestellt. Es ist *bisher kein Fall sicher bekannt, dass die Tracheenkiemen bei einer Perlide abgeworfen werden;* bei allen im Larvenstadium Kiemen tragenden Arten, die eingehender untersucht sind, *perenniren diese ganz normal* beim geschlechtsreifen Thiere, was man bisher nur für seltene Ausnahmen bei einzelnen Arten gehalten hat. Die Larven der Perliden bieten daher als entweder *abranchiate* oder *perennibranchiate* einen auffallenden Unterschied von den als *caducibranchiaten* bekannten Larven der Ephemeriden dar. Stand die Oeffnung der Stigmen bei der letzterwähnten Familie in keinem Causalconnex zu den Kiemen, *trotzdem* diese abgeworfen werden, so muss bei den Perliden, wegen der angegebenen Eigenschaften, jeder Grund wegfallen, eine genetische Beziehung der Stigmen zu den Tracheenkiemen anzunehmen.

III. Das Tracheensystem, die Tracheenkiemen und die Stigmenbildung bei den Libelluliden.

Das **Tracheensystem** der Libelluliden ist schon von mehreren Autoren untersucht und besonders von L. Dufour[1]) und Oustalet [2]) hinreichend genau beschrieben worden. Bei *Aeschna* und *Libellula* sind drei Paare Längsstämme vorhanden, ein dorsales, ein mittleres oder viscerales, und ein ventrales; von diesen setzen sich die beiden erstgenannten im Thorax, und das erste Paar bis in den Kopf hinein fort. Alle drei anastomosiren mit einander vielfach und versorgen verschiedene Körpertheile mit Endverzweigungen. Die beiden ersterwähnten geben speciell viele Aeste zum Afterdarm, längs dessen Wände die in sechs Doppelreihen stehenden zahlreichen Tracheenkiemen ihren Ansatz haben, welche bei den Aeschniden die Darmrespiration vermitteln. Bei den

---

[1]) L. Dufour, Recherches etc.; Mém. prés. à l'ac. d. sc. T. VII, 1841.

[2]) Oustalet, Note sur la resp. chez les nymphes des Libellules. Ann. d. sc. nat., 5 Sér., Zool. XI, 1869, S. 370.

Agrioniden wird diese Function bekanntlich durch drei am Analsegmente haftende äussere *Kiemenblätter* besorgt, welche ebenfalls Tracheenäste aufnehmen.

In Bezug auf die *Stigmen* sind die Angaben der Autoren divergirend. Reaumur [1]) glaubte bei den Larven der Libellen zwei Paare Oeffnungen am Thorax gefunden zu haben, von denen das eine oben, zwischen Pro- und Mesothorax, das andere über der Basis der Vorderbeine gelegen war. C. G. Carus [2]) erwähnte von Thoracalstigmen nichts, fand aber im Hinterleibe 8 kurze, nicht ganz deutliche Tracheenäste, welche zu Stigmen führten und (Taf. II, Fig. 1) von ihm abgebildet wurden. Burmeister [3]) gab über die Stigmen bei der Larve keinen Aufschluss, fand aber, bei der Imago, dass das zweite Paar nicht an der von Reaumur angegebenen Stelle, sondern zwischen Meso- und Metathorax sich befand. Später läugneten auch Lyonnet und L. Dufour Reaumurs Angabe über das zweite Paar; sie fanden nämlich bei der Larve nur ein einziges Paar Stigmen. Nachdem ausserdem Meinert [4]) die Existenz von Stigmen bei der Larve von *Agrion* wie bei *Aeschna* hervorgehoben hatte, wurde schliesslich von Oustalet zwei Paare an den Nähten zwischen den drei Thoraxringen angegeben und abgebildet, wie sie schon Burmeister am entwickelten Insekte fand. — Ebenso unsicher wie die Angaben über die Thoracalstigmen sind diejenigen über das Vorhandensein von Stigmen am Hinterleibe. Reaumur behauptete, dass die Larve unten an jedem Segmente, vielleicht mit Ausnahme der beiden letzten, ein Paar kleine Stigmen besitzt. „En-dessous du ventre, et près de l'endroit, où celui-ci se joint à la partie supérieure de l'anneau, règne de chaque côté une espèce de gouttière

---

[1]) Reaumur, Mém. pour servir à l'hist. des insectes, 1742, T. VI, S. 398.

[2]) C. G. Carus, Entdeckung eines Blutkreislaufes in den Larven, Leipzig 1827, S. 15.

[3]) Burmeister, Handbuch der Entomologie, I. 1832, S. 175.

[4]) Meinert, Thesis 3 seiner Dissert.: Anatomia Forficularum, Copenhagen, 1863.

dans laquelle il faut chercher les stigmates dont il s'agit: ce sont de petits ovales posés obliquement, et dont chacun est d'un tiers plus proche du bout antérieur de l'anneau, à qui il appartient, que de son bout postérieur." Als die Darmrespiration durch Kiemen von Suckow [1]) nachgewiesen wurde, hielt man die Existenz von Stigmen am Hinterleibe der Larven für unnöthig und unmöglich. Dass solche indessen beim entwickelten Insecte vorhanden sind beobachtete Burmeister (op. c. S. 175, 189). Er fand nämlich sieben Paare von Luftlöchern an den mittleren Segmenten des Hinterleibes, welche in der weichen Verbindungshaut der Segmente liegen, und daher von den übergreifenden Rändern der Rückenschienen verdeckt werden; diese Stigmen communiciren durch Tracheenäste mit den dorsalen Längsstämmen. Leuckart [2]) spricht ebenfalls von 7 Hinterleibsstigmen. Trotzdem fand L. Dufour diese nicht, sondern versichert „qu'il n'existe dans Insecte ailé aucun stigmate abdominal." Er bezeichnete die Behauptung Sprengels [3]), dass sieben oder neun Stigmen bei der Larve vorkommen sollten, als Plagiat von Reaumur, und hebt hervor, dass auch Duvernoy diese Stigmen mit der Reservation erwähnt, dass sie obliterirt seien. Die mithin durch wiedersprechende Angaben verwickelte Frage wurde durch Oustalets oben citirte, sonst genaue, Arbeit nicht endgültig entschieden; seine Untersuchung bezog sich nämlich allein auf die Thoracalstigmen, zeigte aber, dass am Hinterleibe keine Oeffnungen, sondern nur einfache Flecke (tache) an den beiden Seiten des Hinleibes vorkommen.

Da also nach den genannten Autoren schon die *Larven* der Libelluliden thoracale, vielleicht auch abdominale, Stigmen besitzen sollen, könnte es überflüssig scheinen, diese Familie in unsere Untersuchung über die Oeffnung eines

---

[1]) Suckow, in Heusingers Zeitschrift f. die Organische Physik, Bd. 2, Hft. 2, S. 36.

[2]) Leuckart in Wagners Zootomie, II, S. 86.

[3]) Sprengel und Duvernoy, siehe L. Dufour und Oustalet.

geschlossenen Tracheensystemes der Larven überhaupt aufzunehmen. Es ist dieses aber doch berechtigt; denn trotzdem äusserlich Stigmen vorhanden sind, ist das Tracheensystem der Larven ein geschlossenes. Schon Reaumur bemerkt nämlich, dass man die „Stigmen" derselben mit Oel bestreichen kann, ohne dass das Thier deswegen zu Grunde geht. Diese Beobachtung gewinnt ihre Erklärung durch eine von Oustalet bereits mitgetheilte Eigenthümlichkeit bei den Thoracalstigmen, von welcher er jedoch nicht die Consequenzen herleitete. Er fand nämlich, dass das erste Paar Thoracalstigmen durch eine feine Membran gesperrt ist, und dass das zweite ebenfalls *nicht perforirt*, sondern durch eine Art Trommelfell verschlossen ist (S. 377, 378).

Meine eigene Untersuchung der Verzweigung des Tracheensystems hat die bereits von L. Dufour und Oustalet gegebenen Thatsachen bestätigt; aber mit specieller Rücksicht auf die im Vorhergehenden erhaltenen Resultate möchte ich die Befunde etwas anders deuten. Was zunächst die drei Längsstämme betrifft, sind diese keineswegs als gleichwerthig zu betrachten. Als Hauptlängsstämme, homolog mit denjenigen der Ephemeriden und Perliden, sind die beiden dorsal gelegenen (Fig. 14, *trl*) anzusehen, welche die grössten sind und den längsten Verlauf haben. Sie geben nämlich in jedem Segmente einen Ast (*rc*) ab, welcher durch Anastomosen, einen secundären Längsstamm, den ventralen, (*trl*[1]) bilden, wie man bei der Untersuchung junger Larven von *Agrion* finden kann. Der dritte Längsstamm erweist sich nur als ein aus den Thoracalsegmenten entspringender visceraler Ast [1]), welcher ungewöhnlich stark und weit bis an den Afterdarm sich ausbreitet. Aus denselben Punkten, wo die Aeste aus dem dorsalen Stamme in den secundären, lateralen münden, gehen nicht nur nach jedem Ganglion (*rgl*) und den Muskeln Aeste ab, sondern es gehen auch zum Integumente ähnliche kurze, nicht luftführende Anheftungsfäden

---

[1]) Derselbe Afterdarmast entspringt auch bei einigen Perliden von den Verzweigungspunkten des Längsstammes im Thorax.

[illegible] von [illegible] verwandten Familien. Eine Ausnahme machen den ersten Längsstämmen entsprechen also nämlich die Anheftungsstellen [illegible] Ichneumoniden besonderen Stämmen. [illegible] die stemmförmigen Vorsprünge sind in ihrem Wesentlichen [illegible] Trachen. Sie [illegible] in der [illegible] Hinterleibs-Segmente [illegible] wie einige Autoren Stigmen vermuthen, nämlich auf der unteren Fläche des Hinterleibes zu beiden Seiten [illegible] Verbindungsstelle des Segmentes. Einer dieser [illegible] Lage [illegible] eine Hinterleibsseiten [illegible] zu den Verbindungen der Segmente; denn die Bindemuskeln [illegible] bei den Ichneumoniden nicht nur die [illegible] Bildung des Hinterleibes, sondern sie bilden besonders bei den Ichneumoniden, allein auch im schwachen Schlusse und den inneren Theil der Bauchfläche. Die Stemmen nehmen nur den mittleren Theil der unteren Fläche ein, welcher bei *Sphinx* durch zwei seichte Längsfurchen begrenzt wird.

Bei den mehrmaligen Abstreifungen der Haut und beim Ausschlüpfen der Imago unterliegen auch die Trachenröhren einer Häutung. Um die alte Haut [illegible] sich ein neue [illegible] Fig. [illegible] [illegible] wird in einer [illegible] Zahl von Stücken [illegible] und mit allen Adern aus dem Leibe gezogen; sie sind in der Larve als zwei Paare silberweisse Bläschen zu finden. Die der zwei ersten Hinterleibssegmente sind schwächer und mehr seitlich inserirend als die jenigen; die des zweiten Thoraxsegmentes sitzen zu kürzeren Schläuchen und die des ersten fast unmittelbar an dem vom Stigma abgestossenen Integumente. Nach den Häutungen der Larve schliessen sich die Oeffnungen gleich wieder; bei der Metamorphose hingegen bleiben sie als Stigmen offen. Durch vernachlässigte Beobachtung der verschiedenen Larven ist man auf die Lage der versteckten 5 Paare Hinterleibsstigmen nicht genügend aufmerksam geworden, weshalb hier nur Burmeister, Sprengel und Duvernoy erwähnen. Es ist dieses um so auffallender, da schon im J. 1771 de Geer denselben Vorgang beschreibt, ohne jedoch die dadurch entstandenen Stigmen zu besprechen. (Deutsche Aufl. S. 4[illegible]). Das merkwür

digste aber ist dieses, dass auch die Luftröhren inwendig im Körper zugleich auch ihre Haut ablegen. Die Häute derselben, die in den beiden Brustschilden eingeschlossen waren, sind alsdann mit aus der Rückenspalte herausgezogen und flattern an der leeren Hülse, wie sehr weisse Fäden herum. Alle Luftröhren, inwendig im Hinterleibe, längs den beiden Seiten, häuten sich ebenfalls, und man findet sie als weisse Fäden, wenn man die Hülse umkehrt." Er bildet diese Fäden zugleich ab (Taf. 19, Fig. 14 und Taf. 20, Fig. 4). Oustalet stellt sich selbst, in Bezug auf das Vorhandensein von Stigmen bei der im Wasser lebenden Larve, S. 385 die Frage: „Ceux-ci sont-ils seulement des témoins qu'occuperont les orifices respiratoires de l'adulte, ou bien servent-ils déja à la nymphe pour l'absorbtion des gaz, lorsqu'elle est obligée de respirer à l'air libre, soit par suite du desséchement de la mare, qu'elle habite, soit surtout quand arrive l'instant de sa métamorphose et quand ses branchies commencent à s'atrophier?" Die Antwort wäre gefunden, wenn Oustalet die von ihm selbst (S. 383 und Fig. 5, 6) beschriebenen und abgebildete Neubildung der Tracheenintima um die alte, die „changements importants dans les trachées" sowie die „véritable mue" der Luftröhre weiter verfolgt hätte. —

Die **Tracheenkiemen** sind bekanntlich bei *Aeschna* [1]) und *Libellula* an den Wänden des Afterdarms gelegen. Wie Oustalet schon beschrieben hat, und ich bestätigen kann, sind diese von einer dünnen Cuticula bekleidet. Bei den Abstreifungen der Exuvien folgt diese ebenfalls mit, und zeigt alle Falten der Kiemenblätter. Auch beim Ausschlüpfen der Imago bleiben diese Falten ganz leer; das Gewebe selbst der Kiemen wird also *nicht abgeworfen*, sondern *bleibt bei den Imagines* und nimmt an der Bildung der Wände des Afterdarms Theil, jedoch ohne irgend welche Bedeutung

[1]) Die Larven von *Aeschna* nehmen nicht nur Wasser im Afterdarm auf, sondern, wenn sie mit ihrer Hinterleibspitze bis zum Wasserspiegel reichen, nehmen sie auch ein wenig Luft mit hinein, welche nachher als Bläschen abgegeben wird.

für die Respiration. — Dagegen haben die drei Kiemenblätter der Agrioniden am zehnten, letzten, Hinterleibsringe ihren Ansatz und werden bekanntlich bei der Metamorphose abgeworfen ohne irgend welche Oeffnung am Luftröhrensysteme zu hinterlassen. Diese verhalten sich also wie die Tracheenkiemen der Ephemeriden.

Unterliegen also die beiden Gruppen der Libelluliden verschiedenen Regeln in Bezug auf die Persistenz der Tracheenkiemen, so stimmen sie doch beide in Bezug auf die Stigmenbildung mit den vorhergehenden Familien überein. Die Kiemen und die Stigmen haben ihre Lage an ungleichen Körperringen, und können also — wie bereits Gerstäcker hervorgehoben hat — nicht in genetischer Beziehung zu einander stehen. *Dieses Resultat ist also für alle* **Orthoptera amphibiotica** *ein gemeinschaftliches.*

IV. Das Tracheensystem, die Tracheenkiemen und die Stigmenbildung bei den Trichopteren und bei Sialis.

Bekanntlich ist unter den Larven der Neuropteren das Tracheensystem in keiner Familie bei allen Arten geschlossen, wie es bei den Ephemeriden der Fall war, sondern es treten schon bei nahe verwandten Gattungen erhebliche Differenzen auf. Von der Gruppe *Planipennia* leben die meisten Formen in der freien Luft und besitzen offene Stigmen; nur die Gattungen *Sisyra* und *Sialis* halten sich im Larvenstadium im Wasser auf und tragen Tracheenkiemen an den Hinterleibssegmenten. Dagegen ist das Tracheensystem bei der Gruppe *Trichoptera* bei allen Gattungen nur mit einer Ausnahme *(Enoicyla)* ein geschlossenes, und die meisten Arten sind mit Tracheenkiemen versehen, welche in Zahl und Ansatz bedeutende Differenzen zeigen. Ich nehme zuerst die Trichopteren zur Behandlung auf.

Bei den **Trichopteren** bildet das **Tracheensystem**, wie

schon Pictet [1]) angegeben hat, zwei Längsstämme durch den ganzen Körper (Fig. 17, *trl*), welche in jedem Segmente Aeste von einem oder zwei Punkten abgeben. Die Aeste verhalten sich bei verschiedenen Formen in ungleicher Weise, wie es schon bei den oben behandelten Familien der Fall war; da aber die Differenzen auf die Beantwortung unserer Frage keinen Einfluss haben, ist kein Grund sie eingehend zu berücksichtigen. Dagegen ist es wichtig anzugeben, dass die Längsstämme dicht vor den Verzweigungspunkten durch einen dünnen Faden (Fig. 17, *f*), welcher keine Luft führt, am Integumente befestigt sind. Sie inseriren seitlich am Vorderrande eines jeden Segmentes vom Mesothorax an bis im achten Hinterleibsringe [2]). Bei der lebendigen Larve sind sie nicht immer leicht zu bemerken, da sie ebenso durchsichtig sind, wie die umgebenden Weichtheile; an Spiritusexemplaren werden sie dagegen von den Weichtheilen verdeckt. An Karmingefärbten und mit Nelkenöl aufgehellten Stücken sind sie leichter aufzufinden. Wenigstens bleibt über die Existenz derselben kein Zweifel übrig, wenn man die letzten Larvenexuvien untersucht. Bei dieser Familie wiederholt sich nämlich bei der Neubildung der Tracheenintima und bei der Abstreifung der älteren vermittelst der erwähnten Stränge, derselbe Vorgang wie bei den *Orthoptera amphibiotica*. Exuvien

---

[1]) Pictet, Recherches pour servir à l'hist. et l'anat. des Phryganides, Genève 1834.

[2]) Der neueste Monograph der Trichopteren, R. Mac Lachlan (A monogr. Revision and Synopsis of the Trichoptera of the European Fauna; London 1874), sagt: „I think there are always *nine* Segments, although freqvently only eight are visible, especially on the dorsal half.“ Die von mir untersuchten Exuvien von *Hydropsyche*, sowie auch die Imagines (Fig. 19) verschiedener Arten, geben deutlich acht stigmentragende Segmente an; hinter denselben kommen bei den Larven, z. B. bei genannter Gattung, ein ganz entwickeltes Segment (IV) und endlich das letzte mit den beiden Endhaken, also völlig *zehn*. Bei der Imago wird das fast gespaltene letzte (zehnte Segment der Larve) umgestaltet und erscheint als die von MacLachlan als „superior anal appendages,“ welche „to the dorsal segment“ angehören.

jüngerer Larven habe ich allerdings nicht zu untersuchen Gelegenheit gehabt und kann also darüber nichts sicheres berichten; ich zweifle aber nicht, dass sie sich wie die vorher behandelten verhalten. Dagegen sind mir die Exuvien reifer Puppen verschiedener Arten zur Untersuchung vorgekommen. Die in diesen zurückgelassenen zehn Paare Stränge zeigen auf den ersten Blick, dass sie dicht vor der Abzweigung der gewöhnlichen Aeste aus dem Stamme entspringen, und dass durch ihre Abstreifung bei der Puppe eine entsprechende Anzahl von Oeffnungen, zwei thoracale und acht abdominale, entstanden. Diese sind auch bei der Imago als **Stigmen** [1]) leicht nachweisbar (Fig. 19, *s*). Die erwähnten Stränge sind ferner bei der Larve an ganz denselben Stellen gelegen, wie die offenen Stigmen derjenigen Neuropterenlarven, welche schon in diesem Stadium ein offenes Tracheensystem besitzen.

Die **Tracheenkiemen** der Trichopterenlarven sind bekanntlich bei den verschiedenen Gattungen und Arten sehr verschieden eingerichtet. Einige Larven

(I) *entbehren Tracheenkiemen gänzlich* und athmen durch das ganze Integument. Bei diesen kann also die Stigmenbildung ebenso wenig durch Kiemen beeinträchtigt werden, wie bei den entsprechenden (S. 23) Formen der Perliden. — Bei den übrigen sind, so viel mein Untersuchungsmaterial ergiebt, folgende Gruppen von Tracheenkiemen zu unterscheiden, von welchen jede für sich in Betracht zu ziehen ist:

II. *Ventrale blindschlauchähnliche Ausstülpungen* an oder zwischen den Sterniten;

III. *Dorsale* dergleichen an oder zwischen den Tergiten;

IV. *Laterale Ausstülpungen* an den Hinterleibsrändern. Die letztgenannten sind entweder

---

[1]) Brauer hat, wenigstens früher (Beitr. zur Kenntn. des inneren Baues und der Verwandl. d. Neuropteren; Verh. d. zool. bot. Ver. Wien 1855, S. 703), angegeben, dass von den zehn Stigmenpaaren der Neuropteren *drei* den Brustringen und *sieben* dem Abdomen angehörten, worüber sich dasselbe sagen lässt, was ich oben (S. 32—33) schon bei den Perliden bemerkt habe.

a) Ausstülpungen aus der weichen Haut *zwischen den beiden Halbringen eines und desselben Segmentes,* — oder

b) Fortsetzungen von den seitlichen und speciell *hinteren Ecken* der Halbringe, *der Tergiten* oder *der Sterniten.*

Die *ventralen* und *dorsalen Tracheenkiemen* (Gruppe II und III) der Trichopteren sind entweder einfache, zu 1—4 zusammen sitzende Schläuche, oder bilden einen gemeinschaftlichen Stamm mit einseitig oder in Kränzen geordneten Blättern. Sie sitzen entweder am Hinter- oder Vorderrande des Segmentes, oft an beiden, also zu zwei Paar nach einander, auf einem Segmente. Die Zahl der kiementragenden Ringe ist sehr verschieden. Während einige Arten diese Organe nur an den mittleren Hinterleibssegmenten besitzen, und Pictet dem ersten Ringe Kiemen gänzlich abgesprochen hat, zeigte L. Dufour [1]), was ich auch bestätigen kann, dass die Larve einer Art *Hydropsyche* nicht nur an allen den sieben ersten Ventralringen, sondern auch am Meso- und Metathorax Kiemenbüschel trägt. Die Kiemen dieser beiden Gruppen sind schon durch ihre dorsale und ventrale Lage von jeder genetischen Beziehung zu Stigmen ausgeschlossen. Es ist aber dennoch nicht unzweckmässig ihr Verhalten bei der Metamorphose hier zu berücksichtigen. Denn das für die Neuropteren im Vergleich mit den Orthopteren charakteristische Auftreten eines ruhenden Puppenstadiums giebt Anlass die Tracheenkiemen der Larve in Bezug auf ihre Dauerhaftigkeit bei sowohl der *Puppe* als *Imago* ins Auge zu fassen.

Pictets zahlreichen Beobachtungen über diesen Gegenstand entnehme ich, dass die Tracheenkiemen vieler Arten, z. B. von *Hydropsyche atomaria* Gm. Pict., bei der Puppe oder Nymphe nicht mehr vorhanden sind. Bei anderen, wie *Phryganea pilosa* Oliv., *Mystacides albicornis* Scop. und *Sericostoma collare* Schr., verbleiben sie auch während des Puppenstadiums. Er sagt sogar, dass diese Organe

---

[1]) L. Dufour, Descr. et anat. d'une larve à branchies externes d'*Hydropsiche*; Ann. des sc. nat., III Sér. Zool. T. VIII, 1847 S. 345.

„existent sur la plupart des nymphes sans se trouver jamais sur l'insecte parfait; — ces organes disparaissent donc avec la peau que dépouille l'animal et y restent adhérens; à leur place se forment les stigmates, qui serviront à la nouvelle respiration de l'insecte.“ Die Tracheenkiemen sollten also, wie bei den Ephemeriden, mit den Exuvien abgeworfen werden. Wenn Pictet mit den letzten der citirten Worte meint, dass die Stigmen *anstatt* der Kiemen das Tracheensystem mit Luft versorgen, so ist gegen diesen physiologischen Satz nichts zu erwiedern. Meint er aber, wie jemand vielleicht annehmen könnte, dass sie an *deren Platz* sich öffnen, dass sie also *identische Lage* haben und dass beide auch morphologisch einander vertreten, so ist dies jedenfalls unrichtig. Meine eigenen Beobachtungen an *Hydropsyche* haben ergeben, dass die stigmenöffnenden Stränge in der weichen Haut zwischen dem Tergit und Sternit (Fig. 17, *f*) inseriren, und dass bei der Imago (Fig. 19, 20, *s*) dieser Theil des Integumentes sich dem Tergit näher anschliesst. Die Stigmen liegen also in den *Vorderecken der Tergiten*, während die Kiemen an den *Sterniten*, oder richtiger an den seitlichen und an den hinteren Rändern des stärker chitinisirten Theiles der Sterniten, ihren Ansatz haben (Fig. 17, 18, *br*). Verbietet also schon die Lage eine genetische Beziehung der Organe zu einander, so wird eine solche wenigstens bei *Hydropsyche* deswegen absolut unmöglich, weil ich beobachtet habe, dass ihre Kiemen gar nicht abgeworfen werden: wie dieses bisher unter allen Insekten nur bei den Perliden bekannt ist, persistiren sie im Imagozustande [1]).

Es ist schon von de Geer und, wie oben erwähnt, von Pictet beobachtet worden, dass die Tracheenkiemen bei den meisten Puppen noch functionsfähig bleiben. Wegen der Beschränktheit meines (fast nur in Juli und Aug. 1876

---

[1]) Gerstäcker (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874, S. 232) hat bereits auf die Möglichkeit der Persistenz der Tracheenkiemen bei den Trichopteren hingewiesen.

in den Umgebungen Heidelbergs gelegentlich eingesammelten) Materials dieser Gruppe, habe ich nur vier Arten *Hydropsyche* zu untersuchen Gelegenheit gehabt; und da ich von den meisten derselben keine vollständige Entwickelungsreihe besitze, ist es mir vorläufig nicht einmal möglich gewesen, die Arten dieser schwierigen Gattung sicher zu bestimmen [1]). Dieses beeinträchtigt jedoch nicht das Resultat in so fern, als dieses für alle Arten dasselbe ist. Die ventralen Hinterleibskiemen, deren Zahl und Lage ich in der Note angegeben habe, sind bei den im Wasser verbleibenden Puppen von *Hydropsyche* noch vollständig gut erhalten und functionsfähig (Fig. 18, *br*). Während der lebhaften Zuckungen des Thieres in seinem Gehäuse löst sich die äussere Cuticula, die Nymphenhaut, allmählich am ganzen Körper ab, besonders auch von den einzelnen zarten Kiemenblättern, deren Spitzen zuerst sich davon frei machen. Die fingerähnlichen Organe contrahiren sich dabei etwas, bleiben

---

[1]) Ich unterlasse die Bestimmung der Species dieser sehr schwierigen Gattung, weil ich nach einer brieflichen Mittheilung des Mr Rob. MacLachlan mich von den Schwierigkeiten derselben überzeugt habe, und besonders da eine Bearbeitung dieser Gattung von diesem Autor zu erwarten ist. Vorläufig notire ich über diese Arten von *Hydropsyche* nur folgendes:

a. Larve: bis 20 mill. lang; Kiemen auf den zwei hinteren Thoracal- und den 7 folgenden Abdominalsterniten, die letztgenannten sind ein Paar zwei-, und ein Paar einstämmige Büschel. Puppe: 12—13 mill. lang, mit dergleichen Kiemen auf dem II—VII Hinterleibssegmente; am Segm. III und VII einen, und an den IV—VI drei laterale Tergitzipfel; die Tergiten der Segm. III—VIII am basalen Rande mit einem Paare mehrspitzige Zähne, sowie der Segm. III und IV mit einem Paare Dornenreihen am Hinterrande; das V Segment oben sehr borstig (Fig. 18).

b. Puppenexuvien: wie die Puppe der vorhergehenden Art, aber nur mit den zweistämmigen Kiemenpaaren; das Segm. V weniger borstig.

c. Puppenexuvien: nur 10 mill. lang, sonst wie *b*, und noch weniger borstig.

d. Puppenexuvien: 10 mill. lang; kaum behaart, ohne laterale Zipfel; Kiemen an III—VI Segm., sehr unbedeutende, einstämmige, mit 3—5 Blätter; die seitlichen Ränder der Tergiten und Sterniten bilden stark Chitinisirte Längsleisten.

aber in der handschuhförmigen Cuticula liegen und haften fortwährend am Körper; die Blutcirculation in den Kiemen verbleibt ebenfalls lebhaft. Beim Ausschlüpfen werden die Organe aus ihrer abgestossenen Haut gezogen und bleiben an der Imago zurück (Fig. 19, *br*, 20, *a*, *b*, *c*).

Erinnert man sich, dass die zahlreichen Tracheenäste im ganzen Körper (auch diejenigen der Kiemen) ihre Cuticula beim Ausschlüpfen des fertigen Insekts abstreifen, so wird es begreiflich, dass das zarte Organ bedeutend zusammenschrumpft, dass die einzelnen Kiemenblätter an einander kleben (Fig. 20, *b*) und, wenn die Imago der Luft ausgesetzt wird, in dieser Lage (Fig. 20, *b*, *c*) vertrocknen. An einzelnen im Freien gesammelten Individuen, die sich sonst als normal erwiesen, habe ich die Organe als abgestorbene bräunliche Zipfel mit mehreren Aesten (Fig. 20, *c*) am Seitenrande der Sterniten sitzend beobachtet, wo sie bis zur Mitte des Segmentes hervorragten. Dieses ist jedoch nur ausnahmsweise der Fall. Da nämlich der Hinterleib der Imago nicht dieselbe Länge hat, wie bei den Larven, sondern die einzelnen Ringe fernrohrartig in einander geschoben werden, so werden die zusammengeklebten, noch weichen, Kiemenzipfel in den Intersegmentalfalten aufgenommen. Sie werden hier entweder ganz versteckt (Fig. 19, *br*[1]) oder ragen noch (Fig. 19, *br*, und 20, *a*) mit dem gemeinschaftlichen Wurzeltheil hinter dem Rande der Falte als grössere oder kleinere Höcker hervor. An frischen Thieren lassen sich sämmtliche Kiemen leicht, und an Spiritusstücken nach genügendem Aufweichen im Wasser mit einer Nadel aus der Falte vorsichtig herausnehmen (Fig. 20, *b*) und mit einer Borste auf dem Objectträger wieder ausbreiten (Fig. 21A). An vollständig reifen Imagines, die ich im Freien gefangen hatte, gelang es, wenn die Untersuchung im Wasser vorgenommen wurde, nicht gut Tracheen in den Organen zu demonstriren, da die Röhren während der Manipulation mit Flüssigkeit gleich gefüllt und durchsichtig werden. Wenn man aber das frische Organ mit Vorsicht im wässerigen Glycerin untersucht, so bleiben die Tracheen luftgefüllt und sind leicht

zu entdecken. Durch leichten Druck unter dem Deckglase wird dann die in den kleinen Aesten gebliebene Luft in ihren sonst luftleeren Endverzweigungen getrieben. Ist sie bis in die letzten Spitzen getrieben (Fig. 21B), zeigt sich ganz dasselbe Bild, wie die Tracheen im lebendigen Zustand bei der Larve und Nymphe zeigen. Die Röhren sind also noch bei der Imago vorhanden, führen aber kaum beim lebendigen Thiere Luft, da sie zusammengeschrumpft sind, und da das Tracheensystem von den Stigmen aus gefüllt wird. Die morphologisch noch immer vorhandenen Organe besitzen also keine respiratorische Function mehr: sie sind in physiologischer Hinsicht Tracheenkiemen *gewesen*, haben aber jetzt jeden functionellen Werth verloren. Die abgestreiften Exuvien der Nymphe erweisen am deutlichsten die Persistenz der Tracheenkiemen, indem die handschuhähnliche Haut derselben ganz leer ist; sie beweisen ausserdem durch die Insertion der oben besprochenen Stränge genau, dass die Stigmen einen anderen Platz einnehmen als der Ansatz der Kiemen. —

Da mein Untersuchungsmaterial vorläufig keinen grösseren Ueberblick über die Tracheenkiemen der Gruppen II und III erlaubt, kann ich nicht angeben, in wie weit die Kiemen auch bei den übrigen Gattungen persistiren. Ich will hier nur erwähnen, dass ich (bei Baden-Baden gefundene) Puppenexuvien auch einer anderen Gattung (aus der Subfamilie *Limnophilidae?*) untersucht habe, welche ich wegen Mangel der Imago nicht bestimmen kann, und habe gefunden, dass die Cuticula der Kiemenschläuche ebenfalls ganz leer war. — Nach Brauer [1]) trägt die Larve von *Plectrocnemia* keine Kiemen, wohl aber die Puppe. Eine mir unbekannte, kiemenlose Larve verpuppte sich (März 1877) und zeigt zwischen den I—VII ersten Hinterleibssegmenten zwei laterale Tracheenkiemenzipfel (Spornzahl der Puppe: 3, 4, 4). Da diese Art wahrscheinlich eine *Plectrocnemia* ist, und die Kiemen der Puppe sich jetzt auch vorbereiten

---

[1]) Brauer, Neuropt. Austr. S. XIX.

bei der Metamorphose nur die Cuticula abzustreifen, werden sie *bei der Imago entweder geschrumpft oder contrahirt persistiren.* Da mir ferner *nie* Exuvien vorgekommen sind, welche zu diesen Gruppen gehörige, normal abgeworfene Tracheenkiemen enthielten, wird eine umfangsreichere Untersuchung vermuthlich constatiren, dass die beschriebene Persistenz die normale ist.

Bei dieser Gelegenheit ist noch eine nicht unwichtige Nebensache zu erwähnen. An älteren Larven von *Hydropsyche* und auch anderen Trichopteren habe ich, besonders an Individuen, die in der Gefangenschaft lebten, einzelne Kiemenblätter mehr oder weniger beschädigt, abgestorben und bräunlich gefunden. Diese fallen entweder schon als solche ab, oder bleiben wenigstens bei der Häutung in den Exuvien zurück; ihr Platz wird am Stamme der Kiemen durch eine dunkelbraune Narbe bezeichnet. Am meisten kommt dieses an den vordersten Kiemenpaaren vor, da diese beim Auskriechen aus dem Gehäuse am Rande desselben oft beschädigt werden. An einzelnen Larven von *Hydropsyche* habe ich an den vordersten Kiemenstämmen sogar kein einziges Blatt sondern nur Narben gefunden. Es ist dieses ein *partielles, zufälliges,* aber *kein normales Abwerfen der Tracheenkiemen* wie das bei den Ephemeriden. —

Es bleibt noch übrig die Gruppe IV der Tracheenkiemen, die *lateralen Kiemen am Hinterleibe,* zu besprechen. Eine vorläufige Untersuchung hat mich überzeugt, dass wir hier mit Organen zu thun haben, welche einen verschiedenen morphologischen Werth besitzen. Wegen Mangel an Untersuchungsmaterial, besonders für die ersten Entwickelungsstadien der Tracheenkiemen, kann ich diesen Werth hier nicht feststellen, sondern lediglich nur Wahrscheinlichkeiten angeben.

Wie schon S. 43 angedeutet, können diese lateralen Hinterleibskiemen dreierlei Ursprung haben. Den geringsten morphologischen Werth, dem der beiden oben behandelten Kiemengruppen entsprechend, haben diejenigen, welche (Gruppe IV, a) einfache *Ausstülpungen oder Erweiterungen*

der weichen tergosternalen Verbindungshaut der resp. Hinterleibssegmente sind. Als solche möchte ich folgende Formen von Tracheenkiemen ansehen. Nach Pictets Beobachtung besitzt die Larve von *Rhyacophila vulgaris* Pict. am Hinterleibe seitlich hervorragende Büschel von Tracheenkiemen; ich habe sie bei Larven, wahrscheinlich derselben Art, auch gesehen (Fig. 16 A) und rechne sie hieher, da sie keine besondere Beziehung zu einem der beiden Halbringen zeigen und ähnliche Büschel bilden, wie die der Perliden. Ferner beschreiben de Geer und Pictet, bei *Phryganea varia* Fabr. ähnliche, lateralwärts gerichtete, aber einfache, lange, peitschenähnliche Kiemenfäden an den sieben ersten Segmenten; ich habe jedoch die Larven dieser Art nicht gesehen. Nach Pictet soll die ruhende Puppe dieser beiden Arten keine solche Organe besitzen; man könnte daher annehmen, dass sie mit den Larvenexuvien bei der Verpuppung abgestreift werden.

Indessen haben meine Beobachtungen erwiesen, dass dies nicht geschieht. Wenn die Larve reif ist, zieht sich der an den Seiten hervorragende, von Muskeln durchsetzte, gemeinschaftliche Wurzeltheil der Kiemen fast ganz ein, wodurch die einzelnen, ebenfalls stark verkürzten, Kiemenblätter unmittelbar an den abgerundeten Seiten der Segmente sitzen (Fig. 16 B). Eine, wie ich annehme zu dieser Art gehörige, Nymphe zeigt dieselben Segmentseiten ganz eben und zarthäutig, ohne Spuren der Kiemenblätter (Fig. 16 C). Letztgenannte Organe sind daher *ganz eingezogen, aber nicht abgeworfen* [1]). Daher hatte ich sie schon vor dieser Beob-

---

[1]) Es scheint nicht unwichtig hier darauf aufmerksam zu machen, dass die der Tracheenkiemen nunmehr entbehrende Nymphe von *Rhyacophila* im Wasser verbleibt und wahrscheinlich durch die überall sehr zarte Körperhaut respirirt. Vielleicht wirken dabei die Afterschläuche mit (Pictets „sacs en coecum" Pl. V. Fig. 6 und 9), welche bei jüngeren Larven meistens im After versteckt liegen, bei älteren aber weit ausgeschoben werden. Sie übernehmen compensatorisch die Function der eingehenden oder verschwundenen Kiemen. (Pictet erwähnt nur vier, ich sah sechs solche Schläuche).

achtung vergeblich an der Imago von *Rhyacophila vulgaris* auf dieselbe Weise nachgesucht, wie mir dies bei *Hydropsyche* gelang.

Als *laterale Erweiterungen der Hinterleibstergiten* (Gruppe IV, b) sind die bei verschiedenen Trichopterengattungen (*Trichostoma, Sericostoma, Neuronia, Phryganea, Chaetopteryx*) vorkommenden conischen Höcker an den Seiten des ersten Hinterleibssegmentes der Larve anzusehen. Dass diese eine respiratorische Function u. a. besorgen, zeigt ihr zartes Integument und ihre zahlreichen Tracheen. Sie werden bei der Metamorphose *nur gehäutet*, verlieren ihre Prominenz und sind bei der Imago ganz eingegangen. — Bei einigen Arten von *Hydropsyche* (vergl. S. 45 Note) sind die seitlichen Tergiträndер der Segm. III—VII bei der Nymphe zu einem oder drei langspitzigen Zipfel ausgezogen, die entschieden eine Art Respirationsorgan bilden, obgleich die Puppen auch ventrale Kiemen besitzen. Auch diese Zipfel lösen sich während der Puppenzeit *nur von der Cuticula* ab, verkürzen sich ganz beträchtlich und bleiben an der Imago als wenig hervorragende Ecken zurück. Ohne die Entstehung derselben zu kennen, wage ich nicht zu entscheiden, ob diese Tergitanhänge nur accessorische Ausbreitungen von geringem morphologischen Werth sind, oder ob sie vielleicht wirklich einfache Formen von dorsalen Gliedmassen sind, welche, wie bei den Ephemeriden, eine respiratorische Bedeutung erhalten haben. Ich lege auf diese Organe besonders deswegen Gewicht, weil sie denselben Typus, wie die bei einer anderen Insektengruppe *(Sialis)* in hohem Grade entfalteten Tracheenkiemen, zeigen.

Ob ähnliche Erweiterungen des lateralen Randes ebenfalls an den Sterniten (Gruppe IV, b) vorkommen, ist mir vorläufig nicht bekannt; ich will auf etwaige solche Fälle nur hindeuten, da dergleichen Gebilde, als unentfaltete ventrale Gliedmassen, viel Interesse darbieten könnten.

Die vorstehende Untersuchung hat also erwiesen, dass die Tracheenkiemen der Larven bei allen denjenigen Trichopteren, welche ich bisher eingehend untersuchen konnte, sich

später nur häuten. Bei einigen contrahiren sie sich gänzlich und sind an der Imago nicht mehr zu finden; bei anderen bleiben sie geschrumpft an der Imago zurück. Aber bisher habe ich keinen Fall constatiren können, dass sie normal abgeworfen werden, wie dies bei den Ephemeriden die durchgehende Regel war. Die Stigmen werden in allen untersuchten Fällen beim Ausschlüpfen der Imago durch schon bei der Larve vorhandene Stränge geöffnet.

In der Gruppe **Planipennia** finden sich, wie erwähnt, zwei Gattungen, *Sialis* und *Sisyra*, welche ein geschlossenes Tracheensystem und Tracheenkiemen besitzen. Von diesen ist mir nur *Sialis* vorgekommen, und zwar sind zwei Arten (*S. lutaria* Linn. und *fuliginosa* Pict.) untersucht worden. Ganz junge Larven habe ich nicht gesehen [1]), wohl aber unreife und reife, sowie Puppen, Imagines und die verschiedenen Exuvien.

Was zunächst die Verzweigungen des **Tracheensystems** [2]) bei den Larven von *Sialis* betrifft, so entspringen die Aeste im Hinterleibe (Fig. 15 A), nicht jeder für sich an einem Verzweigungspunkte vom Längsstamme aus, sondern der Kiemenast (*rbr*) scheint sich unmittelbar in den visceralen Ast

---

[1]) De Geer (Abh. z. Gesch. d. Ins., II., 2, S. 79, Taf. 23, Fig. 9) hat die jüngsten Larven beschrieben. Ihr letztes Segment ist kegelförmig mit sechs divergirenden Haaren am abgestumpften Ende; es enthält zwei braune Gefässe, die wahrscheinlich Tracheen sind. Es ist kein Grund anzunehmen, dass diese Tracheen am zehnten Hinterleibssegmente, wie bei *Dytiscus* am achten, offene Mündungen besässen, wohl aber ist es möglich, dass das bei älteren Larven vorhandene schaufelförmige und lang zugespitzte Sternit des zehnten Ringes eine als Tracheenkiemen fungirende Einrichtung wäre, welche bei den älteren Larven diese Function aufgiebt.

[2]) Obgleich Roesel, de Geer und Pictet (Mém. sur le genre *Sialis;* Ann. d. sc. nat., II Sér. Zool., T. V, S. 69) sowie L. Dufour (Rech. anat. sur le larve à branchies extérieures du *Sialis lutaria;* Ann. d. sc. nat., III Sér. Zool. T. IX, 1848, S. 91) die Lebensweise dieser Art, der letztgenannte Autor auch ihre Anatomie, beschrieben haben, sind die Angaben jedoch für unsere Frage nicht genügend.

(*ri*) fortzusetzen, und beide scheinen sich nur durch eine engere Anastomose mit dem Längsstamm zu verbinden. Aus der Mitte dieses Verbindungsastes entspringt ferner ein ventraler Ast sowie ein Anheftungsfaden (*f*), welcher letztere den Längsstamm mit dem Integumente verbindet. Es entsteht mithin ein Bild, als wären die Stämme durch Fäden an der Wand befestigt, welche in ihrem ersten Abschnitte hohl sind und mit den übrigen Tracheen communiciren, während ihr integumentaler Abschnitt ein kurzes solides Band darstellt. Bei älteren Larven entsteht noch die Complication, dass die bereits erwähnten ventralen Aeste mit den in den Nachbarsegmenten Anastomosen bilden, und durch die Entfaltung dieser zwei neue secundäre Längsstämme, unterhalb der primären, bilden, welche besonders bei der Imago auffallen. — Bei der Abstreifung der Exuvien unterliegen die Tracheenwände ganz derselben Veränderung, wie bei den vorhergehenden Familien zur Genüge beschrieben wurde. Die Stränge werden aus dem Leibe gezogen und mit denselben auch die alte Intima, wonach die Oeffnungen sich gleich wieder schliessen.

Die **Tracheenkiemen** stellen bekanntlich bei *Sialis* (Fig. 15A) sieben zugespitzte und gegliederte Anhänge an den Seiten der entsprechenden ersten Hinterleibssegmenten dar. Sie sind seitwärts und nach hinten gerichtet, oder schlagen auf dem Trocknen an die Dorsalseite des Hinterleibes. Ihre Gliederung und Beweglichkeit macht, wie bereits Pictet erwähnt, auffallend den Eindruck, als wären sie Extremitäten, und zwar Beine, welche den Abdominalsegmenten in derselben Weise angehörten, wie die Thoracalfüsse dem Brustkasten. Nach dieser Anschauung wären sie als ventrale Gliedmassen anzusehen. In diesem Punkte stimmen sie fast ganz mit den Tracheenkiemen bei *Sisyra* überein, welche Gattung ich jedoch nur aus Grubes Beschreibung und Abbildung [1]) kenne. Ihre Insertion an den Seitenrändern des Hinterleibes lässt,

---

[1]) Grube, Beschreibung einer auffallenden an Süsswasserschwämmen lebenden Larve; Wiegm. Arch. 1843, (Brauer: Neur. Austr. S. XXII).

so lange man ihre Genese bei den jüngsten Larven nicht kennt, nur wenig auf ihren morphologischen Werth schliessen. Ich muss deswegen diesen Punkt noch fraglich lassen, will aber doch hinzusetzen, dass es mir keineswegs sicher zu sein scheint, dass sie *ventrale* Gliedmassen sind. Sie scheinen mir keinen höheren Werth zu haben, als den, welcher einfachen accessorischen Ausstülpungen der weichen tergo-sternalen Verbindungshaut beizulegen ist; wenn aber denselben ein höherer Werth zuerkannt werden darf, so schienen sie mir eher *dorsale* als ventrale Gliedmassen zu sein. Die Gliederung allein ist für die Deutung nicht maassgebend, und beweist noch nicht, dass sie Füsse sind. Denn auch bei den Ephemeriden, bei denen die Tracheenkiemen doch sicher dorsal sind, sind sie bisweilen auch gegliedert. So z. B. trägt *Caenis* am ersten Hinterleibssegmente einen zweigliedrigen, fingerähnlichen Anhang, und ganz junge Larven von *Heptagenia* haben ebenfalls zweigliedrige Segmentanhänge, von denen das basale Stück sich blattartig entfaltet, und zu Tracheenkiemen wird, während das apicale Glied frühzeitig verkümmert und eine Zeit nur die Spitze des Blattes darstellt. Bei der Dorsal- und Ventral-ansicht jüngerer *Sialis*-Larven kommt es mir ausserdem vor, als hätten die Kiemen ihren Ansatz in näherer Beziehung zum Tergit als zum Sternit. Dass die Organe bei *Sisyra*, wie die Beine, ventralwärts eingeknickt sind, weist noch nichts nach, denn bei *Sialis* legen sie sich umgekehrt, dorsalwärts, und dennoch sind sie bei beiden gleichwerthige Organe. Zieht man aber die oben bei *Hydropsyche* beschriebenen verlängerten, unzweideutig dem Tergit angehörigen Hinterecken in Betracht, so fällt ihre Ähnlichkeit mit den Kiemen bei *Sialis* auf; jene brauchen nur noch mehr verlängert zu werden, im Wurzeltheile Ansätze für Muskeln zu bieten und sich zu gliedern, so sind sie ganz so gestaltet, wie bei *Sialis*. Sollte ihre Entwickelung erweisen, dass sie in dieser Weise entstehen, so ist Grund vorhanden, sie für *dorsale* Gliedmassen anzusehen.

Diese Tracheenkiemen häuten sich wie gewöhnlich bei jeder Häutung der Larve. Bei der Verpuppung aber ver-

bleibt das Thier nicht mehr im Wasser, sondern begiebt sich auf das Land in feuchten Boden. Diese Thatsache, sowie die von Pictet (op. cit. Fig. 1 und 2, 1b und 2a) gegebene Abbildung der Puppe, an welcher keine Spur von den Tracheenkiemen mehr zu finden ist, könnten die Vermuthung begründen, dass *Sialis* bei der Abstreifung der Larvenexuvien ihre Tracheenkiemen abwirft [1]) und Stigmen annimmt, mithin also schon als Puppe ein offenes Tracheensystem besitzt, wie keine Art in den vorher besprochenen Insektengruppen. Es ist aber dies nur zum Theil der Fall. Meine Beobachtungen haben nämlich erwiesen, dass die Tracheenkiemen sowie auch der Schwanzfaden *nicht abgeworfen werden*; sie lösen sich nur allmählich und zuerst an ihren Spitzen von der Larvencuticula ab, *contrahiren sich beträchtlich*, bis sie sich ganz in das Wurzelglied der Exuvien zurückgezogen haben und (Fig. 15 B, *br*) als queergestreifte, länglichrundliche Höcker oder *kurze, stumpfe Anhänge an der Puppe persistiren.* Sie werden also nicht, wie bei *Hydropsyche* in einer Intersegmentalfalte aufgenommen und lassen sich bei der Imago nicht mehr ausbreiten. Ihre Exuvien sind daher ganz leer.

Bei den früheren Abstreifungen entstanden im Integumente nur momentan Oeffnungen, durch welche die Intima der Tracheen ausgezogen wurde. Aber bei der Verpuppung bleiben diese Oeffnungen (Fig. 15 B, *s*) schon bei der Puppe offen, d. h. sie werden **Stigmen**; nur die thoracalen bleiben vorläufig noch geschlossen.

Beim Ausschlüpfen der Imago wiederholt sich derselbe Vorgang und jetzt öffnen sich auch die thoracalen Stigmen. Es sitzen nunmehr die Verästelungen der abgestossenen Intima der Puppentracheen in den Exuvien direct am Abguss der offenen Stigmen. Die früheren Tracheenkiemenhöcker häuten sich ebenfalls und hierbei wird (Fig. 15C) ihre Proninenz noch mehr ausgeglichen, so dass die Organe bei der

---

[1]) Dieses wird von den Autoren angegeben; vergl. Siebold, Lehrb. d. vergl. Anat. d. wirbellosen Thiere, Berlin 1848, S. 614, Not. 4.

Imago nur wenig zu unterscheiden sind: die Ränder der Segmente sind fast ebenso gerade, wie bei den Imagines der *Planipennia*, welche als Larven kiemenlos und stigmentragend sind.

Wie bereits erwähnt bin ich nicht in der Lage gewesen die Gattung *Sisyra* zu untersuchen. Ich kann daher nur die Vermuthung aussprechen, dass sie von der verwandten *Sialis* kaum abweicht. In Bezug auf die Tracheenkiemen würde sich dann die Gruppe der *Planipennia*, ganz wie die vorher behandelten Trichopteren verhalten, indem diese Organe nicht abgeworfen werden, und auch nicht bei der Stigmenbildung mitwirken. Diese geht ganz so vor sich wie bei den bisher berücksichtigten Familien, nur mit der Eigenthümlichkeit, dass *das Tracheensystem* nicht beim Ausschlüpfen der Imago, sondern *bereits bei der Verpuppung geöffnet wird.*

Bei allen den untersuchten Neuropteren, deren Larven ein geschlossenes Tracheensystem besitzen, hat sich also ergeben, dass *zwischen den Tracheenkiemen und den Stigmen keine genetische Beziehung existirt.*

V. Das Tracheensystem, die Tracheenkiemen und die Stigmenbildung bei gewissen Arten der Ordnungen Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera und Coleoptera.

Trotz der grossen Mannigfaltigkeit der Formen bei den **Dipteren** giebt es unter denselben relativ wenige, deren Larven ein ganz geschlossenes Tracheensystem besitzen. Während des gegenwärtigen Winters habe ich nicht mehr als zwei Arten zur Untersuchung gehabt; ich kann deshalb nur die von Weissmann[1]) gegebenen Beobachtungen über die Entwickelung von *Corethra plumicornis* Meig. nach eigener

---

[1]) Weissmann, Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*; Zeitschrift f. wiss. Zool. 1866.

Anschauung berichtigen und vervollständigen. Ich thue dies um so lieber, als diese für die Untersuchung vorzüglich geeignete Art von Weissmann selbst als Typus für die bezüglichen Dipterenlarven betrachtet wird.

Weissmann hat gefunden, dass in den jüngsten Larven von *Corethra* lufthaltige Tracheen vollständig fehlen, dass aber dennoch bei denselben **die Verzweigungen des Tracheensystems** der älteren Larven, sowie der Puppe und der Imago in der Anlage vorhanden sind. Es lassen sich nämlich die beiden künftigen Längsstämme (Fig. 22 A, B, C, D, *trl*) und deren Verzweigungen als sehr feine, blasse Stränge wahrnehmen, die von Zellen gebildet sind, welche die gewöhnliche Peritonealhülle der Tracheen darstellen; ein Lumen ist aber kaum zu unterscheiden ausser ein spaltförmiges in den Längssträngen. Bald entstehen im dritten und zehnten Körperringe zwei Paare nierenförmige Luftblasen (Fig. 22 A, *t*) welche als hydrostatischer Apparat fungiren. Unabhängig von diesen Blasen fangen später die Verzweigungen der Stränge allmählich an sich mit Gas zu füllen, welches centripetal gegen die noch luftleeren Längsstränge hervordringt. Diese Beobachtungen kann ich constatiren; aber in folgenden Punkten stimmen die meinigen nicht mit Weissmanns überein. Erstens sagt der erwähnte Forscher, dass die Luftblasen keinen directen Zusammenhang mit den Längssträngen haben, sondern aus Aestchen derselben hervorgehen. Ich finde mit Leydig [1]), dass die vier Luftblasen (Fig. 22 A, B, *t*) mit ihren beiden gekrümmten Spitzen unmittelbar in die Längsstränge übergehen und dass sie also *Erweiterungen gerade der Stämme selbst* sind. Ferner behauptet Weissmann, dass Stigmen bei der Larve gänzlich fehlen, und dass die Tracheenintima also nirgends mit dem Chitinskelet des Thieres in Continuität steht; es ist ihm deshalb a priori klar, dass die Häutung des Thieres nicht, wie sonst immer, mit einer Häutung der Tracheen verbunden ist. Wenn nachher

---

[1]) Leydig, Anatomisches und Histologisches über die Larve von *Corethra plumicornis*; Zeitschr. f. wiss. Zool. III, 1851, S. 445.

bei der Verpuppung die hinteren Blasen verschwinden [1]), ist es ihm nicht erklärlich, wo die Intima derselben hinkommt (S. 109); er nimmt deshalb an, dass diese innerhalb des Körpers zerfällt, und vermuthlich resorbirt wird. Es werden alle diese Schwierigkeiten durch meine Beobachtung auf folgende Weise beseitigt.

Wie Weismann selbst erwähnt (S. 57) werden „die Hauptäste des Respirationsapparates der Imago schon im Ei angelegt, und bei einiger Aufmerksamkeit gelingt es auch bei ganz jungen Thieren recht wohl, einzelne von ihnen als blasse Fäden von den Stämmen aus gegen die Hypodermis hin zu verfolgen.“ Unter den Ästen, welche sich zur Körperwand begeben, muss man zwischen Muskelästen und denen, welche in der Hypodermis selbst inseriren, unterscheiden; die letztgenannten Fäden bilden eine unmittelbare Fortsetzung in das Integument. Sie sind (Fig. 22 A, B, *f*) zu einem Paar in jedem der II—XI Rumpfsegmente vorhanden; sie entspringen im vorderen Theile derselben von den Längsstämmen, und zwar im Metathorax und in dem X:ten Rumpfsegmente unmittelbar von der Hinterspitze der Luftblasen. Sie inseriren seitlich nahe am Vorderrande eines jeden der bezüglichen Körperringe. Ihrer Lage nach entsprechen sie also vollständig den Anheftungsfäden bei den vorher behandelten Familien, welche später die Stigmen öffnen. Sie spielen hier auch dieselbe Rolle, wie diese. Denn auch bei dieser Art löst sich vor der Exuvienabstreifung die Peritonealhaut von der Intima ab, diese zerspringt beim Abstreifen in Stücke und folgt den Exuvien vermittelst des chitinisirten inneren Theiles der erwähnten Anheftungsfäden. Die entstandenen Oeffnungen schliessen sich gleich wieder. Bei älteren Larven und besonders bei der Puppe sind die Fäden deutlicher; im letztgenannten Alter sind sie Weissmann aufgefallen, denn er sagt (S. 109), dass bei der Puppe in jedem Segmente ein Queerast sich zur Haut

---

[1]) Nach Weissmann verschwinden nur die hinteren, nicht die vorderen Blasen (S. 109), was mit meiner Erfahrung nicht übereinstimmt.

begiebt um in einer Stigmenanlage zu endigen, dass aber dieser Ast noch luftleer ist, und erst mit dem Ausschlüpfen der Imago in Thätigkeit tritt. Bei der letzten Häutung verbleiben nämlich diese Aeste offen und ihre Mündungen stellen die Stigmen dar.

Bei der Verpuppung gewinnt nach Weissmann (S. 105) das hintere Körperende des Thieres ein ganz anderes Aussehen, indem das Larven-Steuerruder wegfällt und das letzte, *zwölfte*, Segment ganz verschwindet, während hingegen das Puppensteuer und die lanzettlichen Genitalanhänge auftreten. Die *drei* ersten Segmente der Larve wandeln sich (S. 80) direct zum Thorax der Imago um, und (S. 106) die folgenden *acht* bilden den Hinterleib derselben. Im dieser Auffassung liegt ein Fehler in Bezug auf die Deutung der resp. Körperabschnitte. Wie Weissmanns Fig. 1 angiebt, besitzt die Larve drei Körperringe, die sich durch die Anlage der Extremitäten (die Imaginalscheiben, vergl. meine Fig. 22 A, *p*) deutlich als Thoracalringe kennzeichnen; die folgenden neun Ringe gehören mithin, nach der gewöhnlichen Anschauungsweise, dem Hinterleibe an. Das somit der typischen Anzahl von zehn Hinterleibsringen noch fehlende eine Segment kommt überhaupt nicht bei diesen Insektenlarven entfaltet vor, oder richtiger, es ist zu den vier (nicht drei) fingerförmigen Schläuchen an der Hinterleibsspitze der Larve (Weissm. Fig. 1, *az*) umgestaltet. Bei der Verpuppung verschwindet nun keineswegs das letzte (zwölfte) Segment, sondern dieses trägt wie vorher die nunmehr zu den äusseren Analappendices sich entfaltenden Anhänge, sowie auch das neue, als Tracheenkiemen fungirende, Ruderorgan der Puppe. Zählt man aber von diesem neunten Segmente (vergl. Weissmanns Fig. 2) weiter nach vorn, so sind noch alle acht Segmente der Larve zu finden, und zwar sind alle von Weissmann ganz richtig mit gleichen Tasthärchen abgebildet. Es ist das von ihm mit *abd'* bezeichnete Segment allerdings, wie er selbst sagt, das erste des Hinterleibes der künftigen Imago, aber keineswegs mit dem vierten, sondern *dem fünften Rumpfsegmente der Larve* identisch. Denn der

vierte Ring der Larve ist bei der Verpuppung in nähere Beziehung zum Thorax in derselben Weise getreten, wie es unter allen Insekten bisher nur für die Hymenopteren (excl. die *Hym. sessiliventria*, bei denen dieses Segment auf dem Uebergang zwischen Thorax und Hinterleib steht) nachgewiesen ist. Während bei der Puppe (vergl. Weissm. Fig. 2) das Mesothorax den Flügelanlagen den Ansatz ergiebt, dringt das Metathorax als Scutellum stark hervor, und die darauf folgende rundliche Abstufung des Brustkastens [1]) wird eben vom vierten Körperringe der Larve gebildet. *Bei Corethra bildet sich also der Brustkasten der Imago aus vier Segmenten.*

Meine vorläufigen Untersuchungen über einige Tipuliden sowie andere mir augenblicklich zu Gebote stehende Dipteren machen es wahrscheinlich, dass der Thorax bei den Dipteren überhaupt [2]), wie bei den Hymenopteren, *aus vier Ringen*

---

[1]) Das „*Metanotum*" der beschreibenden Entomologie (vergl. Schiener, Dipt. Austr., I, S. VIII), welches dem Postscutellum der Hymenopteren entspricht.

[2]) Trotzdem Weissmann in seiner Abhandlung über die nachembryonale Entwickelung der Musciden (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1864) dieses nicht behauptet, finden sich unter seinen Beobachtungen gewisse Thatsachen, welche auf die Vierringligkeit des Thorax auch für *Musca* schliessen lassen. Er sagt über ein Stadium der Verpuppung (S. 254) folgendes: „Das Abdomen der Puppe ist noch nicht gebildet; statt dessen bilden die acht hinteren Larvensegmente" — deren Weissmann im ganzen zwölf *mit* dem Kopfringe rechnet — „mit scharfer Beibehaltung der Segmenteinschnitte den bei weitem grössten Theil des Körpers." „Anfänglich umschliesst das vorderste von den Hinterleibssegmenten — das fünfte Larvensegment — den hinteren Theil des neugebildeten Thorax, so dass dieser also, zum Theil, aus jenem gewissermassen hervorwächst. Ich habe mehrmals beim Oeffnen einer Puppe vom Ende des zweiten Tages die Thoracalscheiben zwar bereits aus ihren Blasen befreit, auch schon zu Segmenten vereinigt gefunden, allein nur der vordere Theil des Thorax war sichtbar, der hintere lag unter dem wulstig übergreifenden Rande des fünften Larvensegments verborgen. Es stimmt dies scheinbar nicht mit der Lage, welche die Imaginalscheiben des Thorax in der Larve einehmen, indem sie dort nicht im fünften, sondern im vierten und dritten Segmente liegen; es lässt sich aber leicht einsehen, dass durch das Umstülpen des ersten Segmentes nach innen der Inhalt der folgenden weiter nach hinten geschoben worden sein muss." — Weiss-

besteht; wahrscheinlich bilden einige Familien doch Uebergangsformen. Es ist der Mühe werth dies einer sorgfältigen Prüfung bei verschiedenen Dipterenfamilien zu unterziehen. Auf dieser Weise lässt sich leicht erklären, dass der Hinterleib der Dipteren-Imagines oft aus so wenigen Segmenten besteht; denn ausserdem dass die Larve selbst nur eilf Rumpfsegmente (ausser dem Kopfringe) besitzt, finden die aboralsten oft bei der Bildung der Genitalorgane Verwendung, während das erste Hinterleibssegment mit dem Brustkasten sich verbindet; es geht aber kein ganzes Segment der Larve bei der Imago spurlos verloren.

Suchen wir bei der Puppe in den (nach meiner Deutung gezählten) Körperringen nach den Aesten zu den künftigen, aber noch geschlossenen, Stigmen, so sind sie, wie aus dem Befunde bei der Larven zu vermuthen war, ohne Schwierigkeit von dem vorletzten Ringe (dem eilften des Rumpfes) an, bis zum zweiten Hinterleibsringe der Imago (dem sechsten Rumpfsegmente) zu finden. Vom nächst vorherliegenden Ringe an werden sie durch die Extremitäten-Anlagen bei der Puppe verdeckt; dass sie daselbst existiren ist jedoch sicher, da sie bei der Larve vorhanden waren und bei der Imago die Stigmen daselbst sich öffnen.

Die Abstreifung der Puppenhaut ist mir bei der jetzigen Winterzeit noch nicht vorgekommen; ich kann deshalb nicht angeben, ob die Imago in der That auch drei offene Stigmenpaare an ihrem vierringligen Thorax besitzt, wie dies bei manchen Hymenopteren der Fall ist, oder ob irgend eins von den Stigmen, sogar bei dieser Abstreifung nicht zur Entfaltung kommt. Sollte das zweite Stigmenpaar sich nicht öffnen, so wäre (vergl. oben S. 33) kein Metathoraxstigma, sondern nur der Stellvertreter desselben vorhanden, welches man des Unterschieds wegen *Postthorax-Stigma* nennen könnte.

---

manns letzterwähnte Deutung ist mir nicht gut denkbar; durch die meinige aber, dass das fünfte Segment (Weissmanns, das vierte aber nach meiner Art zu zählen) eben den hintersten Theil des Thorax *bildet*, ist jede Schwierigkeit gehoben.

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit auf die als **Tracheenkiemen** oder Kiemen überhaupt fungirenden Theile, so ergiebt sich bald, dass Weissmann mit Recht die Respirationsthätigkeit der Larve im ganzen Integumente verlegt: die Zartheit desselben lässt keinen Zweifel, dass das Blut, sogar ohne specielle Kiemen zu passiren, mit dem Aufenthaltsmedium in genügender Wechselwirkung steht. Die Luftblasen haben eine vorwiegend hydrostatische Bedeutung. Das Steuerruder der Larve besteht aus Borsten; hingegen sind diejenigen der Puppe zwei wirkliche Tracheenkiemenblätter. Der Ansatz derselben am neunten, niemals stigmentragenden Segmente, sowie auch die Thatsache, dass die Blätter bei der Metamorphose mit den Exuvien abgeworfen werden, ohne irgend welche Oeffnungen zu hinterlassen, erweist genügend, dass diese Tracheenkiemen zur Stigmenbildung nicht beitragen können.

Wie Weissmann nachgewiesen hat bildet sich vor der Verpuppung ein Paar eigenthümlicher *dorsaler Anhänge am Prothorax.* Sie entstehen dadurch, dass die Hypodermis unterhalb der noch vorhandenen Larvencuticula sich in eine Falte legt (Weissm. Fig. 9 A, 10), und einen Tracheenast aufnimmt, welcher ein allmählich sich erweiterndes Lumen erreicht; schliesslich stellt die Falte eine spindelförmige Blase dar (Fig. 11 A), deren Wände aus der Körpercuticula und den Wandungen der Trachee, sowie dem dazwischen liegenden, mit den Bahnen der Blutflüssigkeit communicirenden Raum, gebildet werden. Die Oberfläche des Organs (siehe meine Fig. 23) zeigt ein zierliches Netzwerk von unregelmässigen Maschenräumen. Bei der Abstreifung der Larvencuticula werden die Falten frei und hängen nur mit einem Stiele am Hinterrande des Prothorax. Es dringt dabei nach Weissmann (S. 108) atmosphärische Luft in die Höhlung ein und füllt von hier aus das ganze, lange vorbereitete Tracheensystem an. Die Aufnahme von Luft geschieht auf doppelter Weise: einmal, wie bei den Kiemen, durch Abscheidung der Luft aus dem Wasser, dann aber auch direct aus der Luft. Der Bau des Organs lässt, nach

demselben Autor keinen Zweifel darüber, dass der Anhang die Eigenschaften des Stigma mit denen der Tracheenkiemen verbindet und man kann es daher ganz passend als *Stigmenkiemen* bezeichnen. — — Als Stigma legitimirt es sich durch eine mit dem Lumen zusammenhängende Oeffnung in der Spitze. — — Dass das Thier auch durch Luftathmung respirirt beweist, nach demselben Autor, die Gewohnheit desselben oft lange Zeit in der Tiefe des Wassers sich aufzuhalten, zuweilen aber mit seinen Stigmenkiemen am Wasserspiegel festzuhängen.“ Während die Schwimmflosse der Puppe nur einer passiven Bewegung fähig ist, besitzen die Stigmenkiemen eine selbständige freie; ihre kräftige, manchmal äusserst rasche, fast schwirrende Bewegung deutet auf eine active Respiration hin (S. 112). Diese Organe stehen mithin zwischen den einfachen prothoracalen Stigmenhörnern (der Musciden) und den wirklichen Tracheenkiemen vieler Tipulidenpuppen (Weissm. S. 86).

Die von Weissmann gegebene Untersuchung über die Entstehung der Extremitäten aus den sogenannten Thoracalscheiben (meine Fig. 22 A, *p*) und die hiervon etwas verschiedene Entstehung der erwähnten „Stigmenkiemen“ (22 A, *br*) kann ich aus eigener Anschauung constatiren, und verweise darüber nur auf Weissmanns Abhandlung. Die oben stehenden Referate sind jedoch hier aufgenommen, weil ich in Bezug auf die *Deutung* vieler Beobachtungen, sowie in Bezug auf die Richtigkeit einiger weniger, nicht mit Weissmann übereinstimmen kann. Das Hauptgewicht liegt für mich darin zu bestimmen, *ob die Organe Stigmen mit Tracheenkiemen vereinigen;* es wäre nämlich dieses das einzige mir bekannte Beispiel, dass die beiden Organe wirklich mit einander etwas gemeinschaftliches hätten, und dürfte mithin für unseren Gegenstand ein ganz besonderes Interesse darbieten.

Wenn die Intima der Larventracheen in Stücke zerspringt und bei der Abstreifung der Exuvien entfernt wird, folgt die darin enthaltene Gasmasse nicht mit, sondern vertheilt sich im ganzen vorbereiteten Tracheensystem; sie wird

während des Puppenlebens noch vermehrt. Es sind also nicht allein die hinteren sondern alle vier Luftblasen bei der Puppe verschwunden; und *die neuen Prothoracalanhänge werden von den Tracheenblasen und Tracheenstämmen, aber nicht von aussen, mit Gas gefüllt.* Ein Hereindringen, oder richtiger ein Aufsaugen der atmosphärischen Luft durch diese „Stigmenkiemen" ist schon an und für sich schwer begreiflich; die Behauptung eines ähnlichen Vorganges verliert aber den factischen Boden, *weil an den erwähnten Organen gar keine Oeffnungen oder Stigmen zu finden sind.* Beim ersten Blicke sieht es allerdings so aus, als mündete die Höhlung des Organs in der Spitze desselben direct nach aussen; und zwar gewinnt man dies Bild beim Betrachten von der Seite. Sieht man aber eben in der Richtung in welcher die Organe die Wasseroberfläche treffen (Fig. 23, *c*), so gewinnt man die Ueberzeugung, dass die Spitze des Organs überall von der Chitincuticula umschlossen ist und dass kein Porus da existirt [1]). Die von Weissmann beschriebene, so lebhaft erscheinende Bewegung der beiden Anhänge ist keineswegs eine selbstständige, durch eigene Muskeln bewirkte; denn es schliessen sich denselben gar keine Muskeln an. Da aber die Anhänge nur mit einem dünnen Stiel am Körper hängen und ein geringeres specifisches Gewicht haben als das Wasser, werden sie durch die geringste Strömung desselben in eine flatternde, ganz *passive Bewegung* versetzt, z. B. beim Schwimmen des Thieres. Deshalb fand auch Weissmann, wie ich ebenfalls bestätige, dass das lebhafte Hin- und Herschlagen der Stigmenkiemen besonders leicht sich an Puppen beobachten lässt, die vom Deckglas etwas gedrückt werden (S. 108). Die ängstlichen Bewegungen des Thieres bewirken nämlich hier besonders leicht Strömungen in der dünnen Wasserschicht. Die Kiemen flattern hier sogar an gestorbenen Thieren, wenn nur ein lebendes Exemplar die nöthige Bewegung im Wasser hervor-

---

[1]) Weissmann hat die von ihm angenommene Oeffnung auch nicht abgebildet.

ruft. Dass die Puppe bisweilen an der Wasseroberfläche ruht, und dann mit den Kiemen daselbst hängen bleibt hat sein Grund allein in dem specifischen Gewicht dieser Organe.

Nach meiner Auffassung sind die Prothoracal-Kiemen bei *Corethra* identisch mit den „Prothoracal-hörnern", oder den oft sogar ganz stattlich verzweigten wahren *Tracheenkiemen*. Gewöhnlich werden denselben, z. B. bei *Culex*, offene Stigmen zugeschrieben, wie dies oben bei *Corethra* der Fall war. Bei genauer Untersuchung der Puppe von *Culex* finde ich aber *gar keine Stigmen*. Die Cuticula ist an der Basis des Organs fein queergestreift, gegen die Spitze ziemlich deutlich gegittert, aber immer continuirlich. Zuletzt bildet sich oben eine Vertiefung, an deren Wandungen die Cuticula schuppenförmig erscheint, ohne aber irgend einen offenen Porus zu zeigen. Das Organ ist mithin auch bei *Culex* nur ein kiemenartiger Anhang; es wäre auch a priori schwer zu begreifen dass wirkliche Tracheenkiemen (am letzten Segmente) und offene Stigmen gleichzeitig in Function wären. Diese Organe sind accessorische Hautduplicaturen, denen man keineswegs, wie es bisweilen geschieht[1], den hohen morphologischen Werth dorsaler Gliedmassen zuerkennen darf.

Bei der schliesslichen Metamorphose der *Corethra*-Puppe bleiben die Prothoracal-Kiemen wie bei den verwandten Formen an den Exuvien hängen, indem sie sich vom Körper ablösen und keine Oeffnung zurücklassen. Die „Stigmenkiemen" haben mithin bei *Corethra* weder bei der Puppe noch der Imago etwas mit der Stigmenbildung zu schaffen, sondern diese vollzieht sich in der oben von mir mitgetheilten Weise.

Bei *Chironomus riparius* Meig. habe ich Gelegenheit gefunden über das Tracheensystem und die Stigmenbildung ganz ähnliche Beobachtungen zu constatiren wie bei *Corethra*. Auch bei dieser Art sind die Zahlen der Anheftungsfäden,

---

[1]) P. Mayer, Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insekten; Jenaische Zeitschrift, X, 1875, S. 139.

der Segmente und der Stigmen dieselben. Die reichlich verzweigten Tracheenkiemen lassen keinen Gedanke an Stigmen zu; sie werden schliesslich bei der Metamorphose ganz abgeworfen, ohne Oeffnungen zu hinterlassen.

Es spricht also alles dafür, dass bei den Dipteren ebensowenig wie bei den vorher untersuchten Familien eine genetische Beziehung zwischen Tracheenkiemen und Stigmen stattfindet.

Ueber die Hymenopteren, Lepidopteren und Coleopteren, welche als Larven ein geschlossenes Tracheensystem besitzen, habe ich bisher keine eigenen Untersuchungen angestellt. Ich kann mich also nur auf das schon Bekannte beziehen.

Unter den **Hymenopteren** fand Ratzeburg[1]) bei der Braconiden-Gattung *Microgaster* und der Ichneumoniden-Gattung *Anomalon*, also bei vollständig parasitisch lebenden Larven, in den ersten Lebensstadien derselben gar keine Tracheen. Es ist diese Angabe offenbar so zu verstehen, dass keine luftführenden Röhren sichtbar waren; das Tracheensystem selbst dürfte aber sicher hier ebenso angelegt sein, wie bei *Corethra*. Später zeigten sich die Tracheen deutlich ausgebildet und überall verzweigt: „Es war aber nicht möglich Stigmata zu entdecken, obgleich ich bei starker Vergrösserung die Punkte genau bemerken konnte, an welchen die Tracheen an der Haut fest sassen; die Bogen, welche von einem solchen Punkte zum anderen gingen, waren jedoch vollkommen beweglich“ (S. 83). Während dieser Periode besitzt die Larve eine eigenthümliche sackartige Blase an der Hinterleibsspitze, welchem Organe Ratzeburg eine respiratorische Bedeutung zuschreibt. Die Larve streift die Exuvien innerhalb des Wirthes ab; leider sind diese Exuvien aber nicht untersucht worden. Wenn die Larve

---

[1]) Ratzeburg, Die Ichneumonen der Forstinsekten, Berlin 1844, S. 62, 83.

erwachsen ist und herauskriecht, um sich ausserhalb des Wirthes zu verpuppen, streift sie die Haut ab und erhält plötzlich (wenigstens bei *Microgaster* nach Ratzeburg, S. 62) an den 4—10 Körperringen offene Stigmen. Wie Reinhard [1]) später beobachtete entsteht auch zwischen dem zweiten und dem dritten Segmente ein Stigmenpaar, welches der vorerwähnte Autor übersehen hat, und welches offenbar dem zweiten Ringe, dem künftigen Mesothorax, angehört. Nach den von mir in den vorhergehenden Capiteln gegebenen Beobachtungen unterliegt es also keinem Zweifel, dass die Oeffnung dieser Stigmen, wie bei den übrigen Familien, eben durch die schon von Ratzeburg bemerkten strangförmigen Anheftungsfäden vermittelt wird.

Da bei den Schmarotzern überhaupt keine als Tracheenkiemen s. str. zu bezeichnenden Organe vorkommen, kann also diese Oeffnung der Stigmen in keiner Weise von den Kiemen beeinträchtigt werden. Es ist anzunehmen, dass die übrigen Hymenopteren und wahrscheinlich auch diejenigen parasitischen Dipteren, welche gleichfalls ein vollständig geschlossenes Tracheensystem besitzen, sich in ähnlicher Weise verhalten.

Unter den **Lepidopteren** finden sich nur einzelne Formen der *Crambiden*, welche als Raupen auf Wasserpflanzen leben und durch Tracheenkiemen athmen, z. B. die Gattungen *Nymphula* und *Acentropus*. De Geers [2]) klassischem Werke entnehme ich, was *N. stratiotata* Linn. anbelangt, folgendes. Nachdem de Geer die Tracheenkiemen der Raupe als 3—4 zusammenstehende, schmale und lange Blätter auf allen den 2—13 Körpersegmenten besprochen und abgebildet hat (Pl. 37, Fig. 2—6), fährt er fort: „Mais nos chenilles aquatiques n'ont-elles donc point de stigmates? Oui, elles en

---

[1]) Reinhard, Zur Entwickelungsgeschichte des Tracheensystems der Hymenopteren mit besonderer Beziehung auf dessen morphologische Bedeutung; Berliner entom. Zeitschrift, 1865, S. 204.

[2]) De Geer, Mémoires pour servir à l'hist. des Ins. T. I, 1757, S. 526.

ont une suite de chaque côté du corps, en nombre égal et placés sur les mêmes anneaux de ceux des chenilles terrestres. Ils sont en forme de points noirs un peu ovales, entournés d'une espèce de bord, qui a un peu de relief. Dans la suite et quand le temps de leur métamorphose approche, les stigmates deviennent plus sensibles et plus marqués. Ils sont placés sur les côtés du corps, tout le long des deux grands vaisseaux, qui s'étendent dans le corps de la chenille depuis la tête jusqu'au postérieur, et que nous avons cru être les deux principales trachées. Chaque anneau, excepté le second, le troisième et le dernier, a deux stigmates. Ceux des cinquième, sixième et septième anneaux sont surtout fort distincts, ils sont beaucoup plus grands, que ceux des autres anneaux; on verra la même chose sur les crysalides. Ces grands stigmates (F. 8) sont un peu élevés en forme de mamelons, ils sont comme composés de quelques anneaux de contour ovale et bordés de brun, au milieu desquels il parait être une cavité, et au fond de cette cavité on voit une petite partie ovale d'un brun obscur; c'est sur cette partie que doit être l'ouverture du stigmate, s'il y en a. Les stigmates des autres anneaux sont fort petits (Fig. 9), ils ne paraissent que comme de très-petites taches noires, sur lesquelles on ne peut distinguer rien autre chose."

Die Beobachtungen liessen den Verfasser jedoch in Zweifel, ob die Raupe durch diese Stigmen wirklich athmet. Er schliesst seine Vermuthungen in folgender Weise: "Mais peut-être qu'elles ne respirent point du tout par les stigmates; peut-être que sur les chenilles ils sont entièrement bouchés, et qu'ils ne serviront à la respiration qu'après qu'elles seront devenues crysalides."

Nach den vielfachen Analogien bei den vorhergehenden Familien ist es mir, trotz dem Mangel an eigenen Untersuchungen, nicht zweifelhaft, dass de Geers letzterwähnte Vermuthung ganz richtig ist. Die Abbildungen der Stigmen bestätigen es ebenfalls, weil sie kein Lumen zu haben scheinen. Es inseriren also hier nur die Integumentaläste der

Hauptstamme, und zwar sind diese wenigstens in den Insertionsstellen obliterirt. Ich kann jetzt nicht ausmachen ob auch die erwähnten drei grösseren „Stigmen" der Puppe wirklich offen sind: jedenfalls sind die von den Flügelanlagen verdeckten Thoraxstigmen bei der Puppe immer noch verschlossen und öffnen sich erst beim Ausschlüpfen der Imago.

Es bleibt schliesslich noch zu beobachten wie sich die Tracheenkiemen der Puppe bei der Verpuppung verhalten. Bei einem Vergleich der Abbildungen der Larve und der Puppe (die Geers Fig. 3 und 13) ist man geneigt ohne weiteres anzunehmen, dass diese Larvenorgane mit den Exuvien abgeworfen werden. Aber meine Beobachtungen an *Rhyacophila* und *Sialis* veranlassen dies entschieden zu bezweifeln: ich glaube eher, dass die Tracheenkiemen von ihren Spitzen aus sich von ihrer Larvenanlagen ablösen, sich stark contrahiren und am Körper der Puppe als unbedeutende Höcker sitzen bleiben. In der Hoffnung, dass jemand Gelegenheit finden wird meine Vermuthung durch directe Beobachtung zu bestätigen oder zu berichtigen, dürfte es erlaubt sein dieselbe auszusprechen.

Dass auch *Acentropus* im Larvenstadium auf Wasserpflanzen (*Potamogeton*) lebt, ist längst bekannt. Aber auch von dieser Art habe ich die Larve, welche unter der Wasseroberfläche lebt und Kiemen trägt, nicht selbst untersucht. Die Puppe soll, wie die von *Nymphula*, am Hinterleibe drei hervorragende Stigmenhöcker tragen, jedoch sind wahrscheinlich keine offene Stigmen da: vorläufig kann ich nur die Vermuthung hegen, dass diese Gattung sich im Wesentlichen wie *Nymphula* verhält [1]).

Es sind ebenfalls unter den **Coleopteren** nur vereinzelte Formen, die als Larven ein ganz geschlossenes Tra-

---

[1]) Da beide Gattungen in der Nähe von Helsingfors vorkommen, hoffe ich Gelegenheit zu finden sie zu untersuchen. Die Larve und Puppe von *Acentropus* sind abgebildet von Brown in den Schriften der Northern entomological Society 1856, nach Angabe von Dunning (On the Genus *Acentropus*, Trans. Ent. Soc. London 1872, S. 121).

theensystem besitzen und durch Tracheenkiemen im Wasser athmen. Die Gattung *Corethra* besitzt, wie bereits de Geer[1] beschrieben und abgebildet hat, in allen Hinterleibssegmenten ein Paar, nämlich im ganzen zehn Paar einfache, seitliche Anhänge, die Beinen ähnlich aber ungegliedert sind und an der Larve eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Myriopoden zeigt. Ich weiss vorläufig nicht, wie diese Larve sich häutet, vermuthe aber, dass die Häutung derselben ebenso vor sich geht, wie bei *Sialis*, und dass die Stigmen in derselben Weise sich öffnen. Auch bei dieser Art halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die Tracheenkiemen sich einfach zurückziehen und als Höcker am Körper der Puppe persistiren, selbstverständlich ohne eine respiratorische Bedeutung für die Puppe und Imago zu haben.

Bei den Larven der Gattung *Chironomus* finden sich nach Rolph[2] in dem jüngsten Stadium keine Stigmen, das Tracheensystem derselben ist mithin geschlossen. Von den Längsstämmen aus bilden sich aber nach Rolph massive Fäden, welche allmählich gegen das Integument zu wachsen werden und Röhren bilden. Die Lumenbildung schreitet so lange vorwärts, bis nur eine Membran die Röhren nach aussen begrenzt; diese Membran wird bei der Abstreifung der Exuvien entfernt, und so entstehen die Stigmen. Es fände also hier ein anderer Vorgang statt, als der oben beschriebene: es würde sich nämlich ein ganz neuer Ast *vom Stamme aus* bilden, sich mit dem Integumente vereinigen und Stigmenast werden, während die von mir gefundenen Stränge bereits gleichzeitig mit dem Integumente und den Längsstämmen angelegt sind. Dass Rolph solcher Fäden oder Stränge nicht erwähnt, dürfte vielleicht nur darauf beruhen, dass diese anfangs durchsichtige Zellenstränge sind, und übersehen wurden, bis sie allmählich Luft vom Stamme aus empfingen und sichtbar wurden. Ich zweifle nicht, dass eine erneuerte Untersuchung dies bestätigen wird, und dass die

---

1) De Geer. Mem. IV. 1774. S. 461. Pl. 13 Fig. 16—20.

2) Rolph. Beitr. zur Kenntn. einiger Insectlarven. Wiegm. Arch. 1874.

Haupttrachee, und zwar sind diese wenigstens an den Insertionsstellen obliterirt. Ich kann jetzt nicht entscheiden ob auch die erwähnten drei grösseren „Stigmen“ der Puppe wirklich offen sind; jedenfalls sind die von den Flügelanlagen verdeckten Thoracalstigmen bei der Puppe immer noch verschlossen und öffnen sich erst beim Ausschlüpfen der Imago.

Es bleibt schliesslich noch zu beobachten wie sich die Tracheenkiemen der Raupe bei der Verpuppung verhalten. Bei einem Vergleich der Abbildungen der Larve und der Puppe (de Geers Fig. 3 und 13) ist man geneigt ohne weiteres anzunehmen, dass diese Larvenorgane mit den Exuvien abgeworfen werden. Aber meine Beobachtungen an *Rhyacophila* und *Sialis* veranlassen dies entschieden zu bezweifeln: ich glaube eher, dass die Tracheenkiemen von ihren Spitzen aus sich von ihrer Larvencuticula ablösen, sich stark contrahiren und am Körper der Puppe als unbedeutende Höcker sitzen bleiben. In der Hoffnung, dass jemand Gelegenheit finden wird meine Vermuthung durch directe Beobachtung zu bestätigen oder zu berichtigen, dürfte es erlaubt sein dieselbe auszusprechen.

Dass auch *Acentropus* im Larvenstadium auf Wasserpflanzen (*Potamogeton*) lebt, ist längst bekannt. Aber auch von dieser Art habe ich die Larve, welche unter der Wasseroberfläche lebt und Kiemen trägt, nicht selbst untersucht. Die Puppe soll, wie die von *Nymphula*, am Hinterleibe drei hervorragende Stigmenhöcker tragen, jedoch sind wahrscheinlich keine offene Stigmen da; vorläufig kann ich nur die Vermuthung hegen, dass diese Gattung sich im Wesentlichen wie *Nymphula* verhält [1]).

Es sind ebenfalls unter den **Coleopteren** nur vereinzelte Formen, die als Larven ein ganz geschlossenes Tra-

---

[1]) Da beide Gattungen in der Nähe von Helsingfors vorkommen, hoffe ich Gelegenheit zu finden sie zu untersuchen. Die Larve und Puppe von *Acentropus* sind abgebildet von Brown in den Schriften der Northern entomological Society 1856, nach Angabe von Dunning (On the Genus *Acentropus*, Trans. Ent. Soc. London 1872, S. 121).

cheensystem besitzen und durch Tracheenkiemen im Wasser athmen. Die Gattung *Gyrinus* besitzt, wie bereits de Geer [1]) beschrieben und abgebildet hat, an allen Hinterleibssegmenten ein Paar, mithin im Ganzen zehn Paar einfache, seitliche Anhänge, die Beinen ähnlich aber ungegliedert sind und der Larve eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Myriopod giebt. Ich weiss vorläufig nicht, wie diese Larve sich häutet, vermuthe aber, dass die Häutung derselben ebenso vor sich geht, wie bei *Sialis*, und dass die Stigmen in derselben Weise sich öffnen. Auch bei dieser Art halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die Tracheenkiemen sich einfach zurückziehen und als Höcker am Körper der Puppe persistiren, selbstverständlich ohne eine respiratorische Bedeutung für die Puppe und Imago zu haben.

Bei den Larven der Gattung *Elmis* finden sich nach Rolph [2]) in dem jüngsten Stadium keine Stigmen; das Tracheensystem derselben ist mithin geschlossen. Von den Längsstämmen aus bilden sich aber nach Rolph massive Fäden, welche allmählich gegen das Integument zu hohl werden und Röhren bilden. Die Lumenbildung schreitet so lange vorwärts, bis nur eine Membran die Röhren nach aussen begrentzt; diese Membran wird bei der Abstreifung der Exuvien entfernt, und so entstehen die Stigmen. Es fände also hier ein anderer Vorgang statt, als der oben beschriebene: es würde sich nämlich ein ganz neuer Ast *vom Stamme aus* bilden, sich mit dem Integumente vereinigen und Stigmenast werden, während die von mir gefundenen Stränge bereits gleichzeitig mit dem Integumente und den Längsstämmen angelegt sind. Dass Rolph solcher Fäden oder Stränge nicht erwähnt, dürfte vielleicht nur darauf beruhen, dass diese anfangs durchsichtige Zellenstränge sind, und übersehen wurden, bis sie allmählich Luft vom Stamme aus empfingen und sichtbar wurden. Ich zweifle nicht, dass eine erneuerte Untersuchung dies bestätigen wird, und dass die

---

[1]) De Geer, Mém. IV, 1774, S. 361, Pl. 13 Fig. 16—20.

[2]) Rolph, Beitr. zur Kenntn. einiger Ins.-larven. Wiegm. Arch. 1874.

Exuvien nicht nur die erwähnte Membran, sondern auch die Aeste selbst der Tracheenintima enthalten.

Trotz der mangelhaften Kenntniss des Tracheensystems und der Oeffnung der Stigmen bei den drei letzt besprochenen Ordnungen, brauchen wir also nicht zu fürchten, hier irgend welchen wesentlichen Widersprüchen gegen die vorher mitgetheilten Thatsachen zu begegnen. Es spricht alles dafür, dass auch hier keine genetische Beziehungen zwischen Tracheenkiemen und Stigmen existiren. Die Lücken in der Darstellung waren unvermeidlich, weil das Feld ein so übergrosses und das Untersuchungsmaterial aber allzu gering war; doch können diese Lücken gelegentlich durch fortgesetzte Beobachtungen sicher gefüllt werden. In dieser Hoffnung können wir also zur Verwerthung der in den vorhergehenden Abschnitten ermittelten Thatsachen übergehen.

VI. Schlussfolgerungen in Bezug auf das geschlossene Tracheensystem und die Stigmenbildung bei demselben.

Bei der eingehenden Untersuchung der verschiedenen Insektengruppen, deren Larven ein geschlossenes Tracheensystem besitzen, stellten sich folgende Resultate heraus: 1:o die Tracheenkiemen entsprechen in ihrer Lage *niemals* vollständig den künftigen Stigmen. 2:o Die Persistenz der Kiemen an der Imago, welche man anfangs für eine „individuelle Missbildung", nachher für eine „recht auffallende Anomalie" bei *Pteronarcys* allein, eine „fast illegale Spielerei der Natur", und dann vor kurzer Zeit als eine „sonderbare Eigenthümlichkeit einiger weniger Perliden" hielt, hat schliesslich sogar diesen Charakter einer Ausnahme verloren: sie bezeichnet normal *alle kiementragenden Perliden* und *Aeschniden* ferner *viele* oder *wahrscheinlich alle* dergleichen *Neuropteren*, *vermuthlich auch* den wenigen kimentragenden *Lepidopteren* und *Coleopteren*. Dagegen werden die Kiemen *ab-*

geworfen bei den Ephemeriden, Agrioniden und *Dipteren.* 3:o die Stigmen werden bei der Metamorphose vermittelst *zehn Paaren dünner Fäden* geöffnet, welche die Längsstämme des geschlossenen Tracheensystems mit der Körperwand verbinden. 4:o Es stehen also die Tracheenkiemen und die Stigmen in keiner genetischen Beziehung zu einander.

Da nun die angegebenen **Stränge** bei der Oeffnung des geschlossenen Tracheensystems die Hauptrolle spielen, entsteht die Frage: welchen Ursprung haben die Stränge und welchen morphologischen Werth kann denselben zuerkannt werden? Es ist nach den angestellten Untersuchungen nur eine Antwort möglich: die erwähnten Stränge sind angelegte, aber während des Larvenlebens nicht zur vollständigen Entwickelung gelangte, sondern **rudimentär gebliebene Tracheenäste,** und zwar eben die vermissten **Stigmenäste.** Diese Deutung wird durch die folgenden Thatsachen ausser allen Zweifel gesetzt:

1) Die Stränge sind gleichzeitig mit den Tracheenstämmen bei den jungen Larven angelegt;

2) ihre Wände sind von denselben Schichten gebildet, wie die Tracheenwände;

3) die Stränge vermitteln, wie die Stigmenäste, die Continuität des Integumentes mit dem Tracheensystem;

4) sie vermitteln ebenso auch die Häutungen des Tracheensystems;

5) sie sind bei jeder Häutung momentan hohl, offen, wie die Stigmenäste es permanent bleiben, werden aber gleich nachher zusammengedrückt, luftleer, strangförmig;

6) ihre Lage bei der Larve entspricht in mögligst exacter Weise derjenigen der Stigmenäste desselben Thieres im Zustande der Imago, da sie eben diese bilden;

7) sie nehmen im Hinterleibe exact dieselbe Lage bei den erwähnten Neuropteren ein, wie die offenen Stigmenäste der Larven der übrigen nahe verwandten Neuropteren-Gattungen, welche in allen Lebensstadien ein offenes Tracheensystem besitzen;

8) es lassen sich schon bei den Gruppen mit geschlos-

senem Systeme alle Uebergänge zwischen den offenen, hohlen Stigmenästen und den Strängen nachweisen. Die *Libelluliden* haben am Mesothorax äusserlich wohl entfaltete Stigmen und nur mögligst wenig geschlossene Aeste; dieselbe Familie, wie auch *Sialis*, hat im Hinterleibe nur den Integumentalabschnitt der besprochenen Aeste strangförmig, den trachealen hingegen hohl. Die meisten *Trichopteren*, alle *Perliden* und *Ephemeriden* besitzen ganz geschlossene Stränge; bei *Corethra* sind auch die Stämme, ja im jüngsten Stadium das ganze Tracheensystem luftleer, wie die Stränge.

Steht mithin fest, dass die Stränge angelegte Stigmenäste sind, welche während des Larvenlebens nicht zur vollständigen Entfaltung kommen, sondern vorläufig rudimentär bleiben, so ist daraus eine Schlussfolgerung zu ziehen, welche für unsere Frage von fundamentaler Wichtigkeit ist. Da die Stränge so frühzeitig angelegt werden, und da sie während des Larvenlebens nur einen Theil der Function der Stigmenäste (die Häutung des Tracheensystems) vermitteln, für die Respiration selbst aber nicht von Belang sind, trotzdem sie einen wichtigen Theil desselben Organsystems bilden, so ist es nicht möglich, dass sie *immer als solche* (Stränge) bei der Larve vorhanden gewesen sind. Es ist undenkbar, dass sie von vorn herein Rudimente waren, und als Stränge phylogenetisch entstanden, d. h. erworben sind. Im Gegentheil müssen sie früher in derselben Weise, wie das übrige Tracheensystem, organisirt gewesen sein und ihre volle Function gehabt haben, wenn sie jetzt als Hemmungsbildungen auftreten können. Die gegenwärtig existirenden Larven, welche ein geschlossenes Tracheensystem besitzen, haben also früher offene Stigmenäste in allen Lebensstadien gehabt. Dieses heisst mit anderen Worten: *aus der* **relativ primären, offenen** *Form des Tracheensystems der ältesten Insekten ist bei Larven der Jetztzeit die* **relativ secundäre, geschlossene** *Form phylogenetisch entstanden* [1]).

[1]) Dieser Satz ist bereits von anderen ausgesprochen worden, jedoch ohne dass die nöthigen Beweise dafür gegeben sind. Paul Mayer hat

Suchen wir nach den Bedingungen, welche diese Um-

---

dasselbe am positivsten behauptet (Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insekten; eine academische Preisschrift in Jenaische Zeitschrift X, 1875), und begründet diese Behauptung durch folgenden Gedankengang. An die Spitze seiner Untersuchung stellt er (S. 129) den Satz als Fundament auf, dass „wenn man es unternimmt, die Körperform, welche das Urinsekt besass, zu reconstruiren, so muss man offenbar *von den Imagines ausgehen*, da man a priori nicht wissen kann, wie weit die Gestalt der Larven ursprünglich oder nachträglich erworben ist". Er vereinigt also alle wesentlichen Charaktere der Imagines in ein ideales Bild, welches er als Urtypus der Insekten, *Protentomon*, bezeichnet. Er sieht in dieser seinen „präcisen Fassung des Begriffes Urinsekt" einen bedeutenden Fortschritt vor den Vorarbeitern dieser Frage. Nun wissen wir aber, ohne speciell angestellte Untersuchungen, *ebenso wenig* wie weit die Gestalt der uns bekannten Imagines „ursprünglich" ist, können aber sicher annehmen, dass diese vollkommen eben so viel, wenn nicht viel mehr, „erworben" ist, als die der Larven. (Dieses erwähnt auch Claus, siehe: Grundzüge der Zool., 3 Aufl. 1876, S. 96). Allein der Verfasser behandelt diese Frage ohne irgend welche eigene Untersuchungen in Bezug auf diesen Gesichtspunkt angestellt zu haben, nur auf Angaben anderer, deren Beobachtungen gleichfalls meistens eines solchen Gesichtspunktes entbehren. Wenn er daher der Scylla der Larvenformen entgeht, geräth er in die Charybdis der Imaginesformen. Denn die letzteren besitzen bekanntlich *alle* ein offenes Tracheensystem, und die Consequenz des willkürlich vorausgesetzten Fundamentalsatzes kann daher, in Bezug auf das besprochene Organ keine andere sein, als dass (S. 130 Mom. 6) das Protentomon offene Stigmen besass. Nachdem der Verfasser dann consequent die Widersprüche der Ansicht, dass das geschlossene Tracheensystem die ältere Form ist, dargelegt, und in derselben Weise auch in anderen Beziehungen das Protentomon „so gut wie irgend möglich" (S. 147) charakterisirt hat, spricht er (S. 147 Mom. 1) die These aus: „Insekten, welche im Wasser leben, sind von Formen abzuleiten, die noch die ursprüngliche Lebensweise auf dem Lande besassen." — Seine Behauptungen stimmen allerdings mit den meinigen überein; indessen fehlt diesen Behauptungen die Beweisführung, welche sie zu einem endgültigen Resultate erhebt. Ansichten sind keineswegs „nachgewiesen" (S. 136), wenn man einen willkürlichen und selbstgeschaffenen, wenn auch noch so präcis gefassten Begriff *voraussetzt*, und dann eben *das Nachzuweisende mit in den Kauf nimmt*. Und es liegt kein Criterium des Nachweises darin, dass die vorher bekannten Thatsachen mit den aufgestellten Behauptungen nicht in Widerspruch stehen, eben deswegen weil die Behauptungen an und für sich nicht unrichtig sind, trotzdem sie nur in Folge eines Circulus in demonstrando entstanden sind.

gestaltung des Respirationsorgans bewirkten, und in welcher Weise dieselbe stattfinden konnte, so ist vor Allem darauf Gewicht zu legen, dass das Tracheensystem *nur während des Larvenlebens geschlossen ist;* offen hingegen ist es bei der Imago und unter Umständen schon bei der Puppe. Es lässt sich hieraus folgern, dass die Ursache, welche bei den jetzt vorkommenden Insektenlarven der Entfaltung der Stigmen entgegenwirkt, nur in denjenigen Lebensbedingungen zu suchen ist, welche die Individuen *speciell während ihres Larvenstadiums* beeinflussen. Bei der Vergleichung der Bedingungen der Larve mit denen der Imago (resp. der Puppe) fällt sogleich eine grosse Differenz als Ursache auf: *die Larven leben im Wasser oder parasitisch, und das flüssige Aufenthaltsmedium lässt die angelegten Stigmenäste derselben nicht öffnen.* Larven von Arten, die durch offene Stigmen atmosphärische Luft athmeten, haben sich also zuerst nur momentan im Wasser aufgehalten und ihre Stigmen dabei verschlossen gehalten; Larven aber, welche in dieser Weise vom ersten Lebensalter an beeinflusst werden, gelangten gar nicht zur Entfaltung der Stigmen und die nöthige Respiration fand durch das Integument statt. Eben durch diese Veränderung, **Anpassung**, haben die Thiere eine für eine neue Lebensweise nothwendige Modification des Respirationsorgans erworben. Die neuen Eigenschaften machen ihnen neue, von den nicht differenzirten Individuen bisher nicht in Anspruch genommen, Standorte zugänglich. Es liegt ihnen darin ein bedeutender Vortheil vor ihren Mitconcurrenten, und sie passen sich deswegen der neuen Lebensweise allmählich mehr und mehr an.

Die in den zahllosen Tracheenästen durch offene Stigmen aufgenommene atmosphärische Luft steht durch die Wände der Röhre mit der Blutflüssigkeit in steter Wechselwirkung. Wenn aber die Luft nicht mehr direct aufgenommen wird, müssen sich neue, compensatorisch fungirende Organe entfalten, welche die nothwendige Respiration im lufthaltigen Wasser vermitteln. Diese entstehen nach demselben Princip, wie bei anderen in ähnlichem Medium ath-

menden Thieren, nämlich durch *Vergrösserung der zarten Körperoberfläche*, welche dem Respirationsmedium zugewendet ist. Es geschieht dieses in verschiedener Weise. Das *Integument* kann zart verbleiben und die Respiration vermitteln, wie es bei vielen Perliden, Trichopteren und der Larve von *Corethra* der Fall ist. Anlagen von *Gliedmaassen*, welche bei der Differenzirung des Körpers am Hinterleibe für die Locomotion nicht mehr nöthig waren und daher nicht entfaltet, sondern eingegangen sind [1]), können mit zarter Haut sich wieder entfalten, wie bei den Ephemeriden, und specielle Respirationsorgane werden. Oder es können sich auf ganz beliebigen Stellen des stärker chitinisirten Körpers accessorische, zarthäutige *Ausstülpungen* oder Falten der Haut entwickeln, welche diese Aufgabe übernehmen, wie bei den Perliden, Neuropteren und Dipteren. In diesen speciellen Organen localisirt sich der Gasaustausch, die Respiration, indem sie in der That als wirkliche Kiemen fungiren. Die angelegten Tracheenröhren bleiben entweder lange Zeit luftleer (*Corethra*), und entbehren dann jeder Bedeutung für die Respiration; oder sie fangen bald an, sich mit einem *vom Organismus selbst abgesonderten* Gase (Kohlensäure?) zu füllen. Da das Blut unmittelbar zwischen dem Integumente und der zelligen Wand der Tracheen strömt, tragen die prall ausgedehnten Röhren dazu bei, das Blut in möglichst dünnen Schichten dem Medium auszusetzen, mithin auch die Respiration vollständiger zu machen. *Die Tracheen des geschlossenen Systemes stehen also kaum direct im Dienste der Respiration*, sondern *tragen dazu indirect, durch die mechanische Ausdehung der Blutbahnen, bei;* und sie *besitzen ausserdem vorwiegend eine hydrostatische Bedeutung.*

Die letztgenannte Bedeutung bezieht sich auf den ganzen Körper; durch die erstgenannte Aufgabe hingegen, wel-

---

[1]) Bei den Ephemeriden sind *dorsale*, dagegen z. B. bei den Thysanuren *ventrale Gliedmaassen am Hinterleibe in unentfaltetem Zustande* vorhanden, wie ich in einer anderen Abhandlung nachzuweisen mir vorbehalte, in welcher ich auch die oben nur kurz berührte Frage über die Tracheenkiemen näher besprechen werde.

che indirect auf die Respiration sich bezieht, gewinnen speciell die in den neuen Kiemen gelegenen Röhren einen höheren functionellen Werth. *In den Kiemen entfalten sich daher eine Menge Tracheenzweige*, und die Organe hat man deswegen **Tracheenkiemen** genannt. Ich mache aber speciell darauf aufmerksam, dass *diese Benennung eine exclusiv physiologische und keine morphologische ist.* Denn sie lässt die oben nur angedeutete *verschiedene morphologische Herkunft und Deutung* der bezüglichen Organe gänzlich bei Seite; dagegen gründet sie sich ausschliesslich auf die *gleiche physiologische Aufgabe, d. h. die Function* der resp. Organe. Bei dieser Sachlage darf man also bei morphologischen Fragen über die Tracheenkiemen nicht alle diese Organe als gleichwerthig betrachten, sondern muss jeden morphologischen Typus derselben für sich in Betracht ziehen, wie dies in den ersten Capiteln vorliegender Arbeit versucht wurde.

So sind *Sialis* und *Sisyra* aus *Hemerobien*-ähnlichen Vorgängern hervorgegangen, die *Trichopteren*-Larven lebten früher einmal auf dem Lande [1]), accommodirten sich aber dann dem Wasserleben. Die *Orthoptera amphibiotica* stammen von stigmentragenden Orthopteren her [2]); ebenso sind

---

[1]) Unter den jetzt lebenden Trichopteren ist nur eine Gattung, *Enoicyla*, welche im Larvenstadium auf dem Lande wohnt und keine Tracheenkiemen, sondern offene Stigmen besitzt (es bleibt unbestimmt ob solche auch am Meso- und Metathorax vorkommen). Ich kann nicht entscheiden, ob diese Gattung ein *Rest* des ursprünglichen Stammes ist, oder ob dieselbe sich *wieder* das Leben auf dem Lande angewöhnt hat. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass man im Bernstein drei Trichopteren-Gehäuser gefunden hat, deren Bewohner also auf dem Lande gelebt haben scheinen (McLachlan, Revision und Monogr. of the European Trichoptera 1876, S. 206).

[2]) Paul Mayer (Ontog. und Phylog. d. Insekten) legt auf die Entwickelung des Embryos mit *innerem* Keimstreife Gewicht und leitet daher die *Orthoptera amphibiotica* gemeinschaftlich mit den *Hemipteren* aus dem Urstamme ab, ohne directen Zusammanhang mit den typischen Orthopteren. Es geht aus meiner Deutung hervor, dass ich auch diesen ontogenetischen Charakter nicht einer gemeinschaftlichen Vererbung zuschreibe.

Nymphula und *Acentropus*[1]) die Nachkömmlinge normaler Schmetterlinge. So sind ebenfalls *Corethra* und *Chironomus* Tipuliden, bei denen alle Stigmen geschlossen sind; und die vollständig *endoparasitischen Dipteren* (z. B. *Tachiniden*) und *Hymenopteren* (z. B. *Microgaster* und *Anomalon*) sind aus verwandten stigmentragenden Familien abzuleiten, welche einer parasitischen Lebensweise sich anpassten und im neuen Medium, in der Nahrungsflüssigkeit des Wirthes, ihre Stigmen verschlossen haben.

Alle diese Thierformen sind durch eine als **totale Verschliessung** zu bezeichnende *Anpassung des Respirationsorgans der Larve* an die neuen Lebensbedingungen entstanden. Der Körper hat sich mithin nicht rückgebildet und es ist kein Rückschlag in eine unvollkommenere *primitive* Form vorhanden; denn die Insekten waren in phylogenetisch früheren Zeiten keineswegs so gestaltet. Im Gegentheil ist der Körper durch eine vollständige Anpassung an neue Lebensbedingungen nur während eines Abschnittes des Lebens *qvalitativ complicirt*, wenigstens in Bezug auf das besprochene Organsystem. Die Thierform ist also in dieser Beziehung als eine *differenzirtere* aufzufassen. Es versteht sich aber, dass die eingehende Umgestaltung dieses wesentlichen Organes die Entwickelung auch anderer Organe beeinflusst[2]) und dieselben ein wenig abgelenkt, ja sogar beträchtlich gehemmt haben kann[3]); in Bezug auf *diese* Or-

---

[1]) Speyer (Bemerkungen über den Bau und die system. Stellung der Gatt. *Acentropus*; Stett. ent. Zeitung, 1869, S. 406) spricht die Hypothese aus, dass *Acentropus* eben ein Repräsentant der Atavi der Lepidopteren wäre, welche, aus dem Wasser ans Land gestiegen, sich dem Luftleben angepasst haben.

[2]) So z. B. ist die sonst nicht vorkommende Häutung des bereits flugfertigen geschlechtsreifen Thieres bei den Ephemeriden eine secundär entstandene Eigenthümlichkeit, welche das Auftreten eines *Subimago*-stadiums bedingt.

[3]) Als Beispiel eines Stehenbleibens auf einem tiefen Standpunkt, ohne Zweifel eben in Folge der Accommodation am Wasserleben während des Larvenstadiums, will ich die bisher nicht mitgetheilte Beobachtung erwähnen, dass *die Ephemeriden paarige, und von einander ganz*

gane hingegen mag dieselbe Thierform einen relativ undifferenzirteren Standpunkt repräsentiren.

Das Larvenstadium ist indessen nur ein vorübergehendes; während des definitiven Stadiums, das der geschlechtsreifen Imago, sind alle Insekten noch immer von derselben Lebensbedingung, der atmosphärischen Luft, ebenso abhängig, wie früher. Eben deswegen können die Stigmen nicht bei den Larven ganz verschwinden; ihre Anlagen müssen auch in diesem Stadium vererbt werden, wenn sie sich später entfalten sollen. Dieselben übernehmen einstweilen nur einen Theil der normalen Functionen der Stigmen, verharren aber unentfaltet bis zur Metamorphose, durch welche sie erst ihre volle morphologische und physiologische Entwickelung erreichen.

VII. Die Formentypen des unvollständig geschlossenen Tracheensystems bei den Insektenlarven.

Wird die bisher behandelte *totale Verschlossenheit des Tracheensystems* der Larve, — welchen Formentypus ich, im Anschluss an die unten benutzten Benennungen, als den **apneustischen** (Schema, 2) bezeichnen will, — auf Rechnung einer vollständigen Anpassung an ein neues flüssiges Medium geschrieben und von dem *ganz offenen* Formentypus — dem **holopneustischen** (Schema, 1) — als eine secundäre Form des Tracheensystems abgeleitet, so stellt sich die Nothwendigkeit heraus, auch die *unvollständige* oder *partielle Verschlossenheit* des Luftröhrensystems, —

---

unabhängige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane haben, wie solche bisher bei keinem einzigen Tracheat nachgewiesen sind, wohl aber bei den Würmern und Crustenthieren normal vorkommen. Diese Thatsache bezeugt das hohe Alter der Ephemeriden, und dieses begründet Gegenbaurs Ansicht, dass *die Tracheenkiemen der Ephemeriden als dorsale Gliedmassen mit den Flügeln homolog sind.* Ich werde diese beiden Gegenstände in selbstständigen Abhandlungen eingehender erörtern. (Die Paarigkeit der Geschlechtstheile hat neuerdings M. Joly kurz besprochen; siehe Ann. and Mag. of nat. hist.. Febr. 1877).

für welchen Formentypus ich die Benennung **hemipneustisch** (Schema, 3—14) vorschlage —, einer Betrachtung ihrer Verwandtschaft oder Ableitung zu unterziehen. Es giebt zahllose Einzelformen solcher unvollständigen Geschlossenheit, auf welche näher einzugehen der geringe Umfang vorliegender Arbeit verbietet. Ich ziehe deshalb vor, nur in gewissen Fällen, wo es nothwendig ist, mich auf Details einzulassen, und jede Gruppe für sich im Allgemeinen in Betracht zu ziehen.

Viele Insektenlarven, z. B. diejenigen von *Dytiscus*, *Hydrophilus*, *Helodes*, *Cyphon*, *Culex*, *Ptychoptera*, *Eristalis*, gewisse *Tachinariae* u. a., besitzen nur ein Paar offene Stigmen, und zwar *das hinterste*. Diese Larven werden von Schiner[1]) und Brauer[1]) als **metapneustisch** (Schema, 5) bezeichnet. — Ferner sind Fälle angegeben, wo bei der Puppe einiger der vorerwähnten Gattungen ebenfalls nur ein Paar Stigmen vorkommen soll, aber *das vorderste*, am ersten Körperringe (dem künftigen Prothorax der Imago). Mit Rücksicht aber auf das, was ich bereits oben (S. 63, 64) über *Corethra* und *Culex* erwähnt habe, scheint es noch nöthig, den sicheren Nachweis solcher Stigmen abzuwarten. Sollte ein solcher Formentypus des Tracheensystems vorkommen, so dürfte er mit dem Namen **propneustisch** (Schema, 6) bezeichnet werden.

Man giebt gewöhnlich an, dass bei diesen Formen gar keine weitere Stigmen vorhanden sind. Aber die genauere Untersuchung erweist, dass anstatt offener Stigmenäste wenigstens zellige Stränge in den sonst stigmentragenden Segmenten vorkommen. Diese sind von der Peritonealhaut ge-

---

[1]) Ich benutze die von Schiner und Brauer eingeführten Bezeichnungen *meta-*, *amphi-* und *peripneustisch* (vergl.: Schiner, Fauna austriaca, die Fliegen I, Wien 1862, S. IV; und Brauer, Kurze Charakteristik der Dipterenlarven; Verh. d. zool.-bot. Ges. in Wien, XIX, 1869, S. 847.)

Bei der jetzt folgenden Auseinandersetzung vergleiche man bei den Benennungen der Formen des Tracheensystems das *Schema auf der zweiten Tafel* vorliegender Arbeit, welche auch die Uebersicht der Veränderung bei der Metamorphose erleichtert.

bildet, sie vermitteln die Continuität zwischen der Zellenmembran der Tracheen und der Hypodermis, und besitzen oft auch eine Chitinschicht. Zwischen diesen Fäden und denjenigen bei den apneustischen Formen ist kein wesentlicher Unterschied zu finden.

Nach diesen Thatsachen ist es offenbar, dass diese Formentypen des Tracheensystems in ähnlicher Weise, nur etwas modifizirt, erklärt werden können, wie der apneustische. Es liegt ebenfalls hier eine **Anpassung an das Wasserleben** vor; nur dass die Larven *nicht alle*, aber *die meisten Stigmen* von Jugend an unentfaltet, verschlossen gelassen, und nur das extremste Paar geöffnet haben. Dies Paar nämlich ist es, welches am besten aus dem nassen Elemente gestreckt werden kann und bei der Anpassung am ehesten dazu verwendet wird, atmospärische Luft zu holen. Während die Entfaltung der anderen Stigmen gehemmt wurde, blieb es diesem Paare deswegen möglich sich in normaler Weise zu entwickeln, weil gleichzeitig Vorrichtungen entstanden, welche trotz des nassen Elementes den freien Zugang der Luft sicher stellten.

Solche Vorrichtungen sind sehr verschiedenartig, und oft den Lebensbedingungen und Gewohnheiten der Arten ganz speciell accommodirt. Es kann z. B. der Rand des nächstliegenden Segmentes sich über die Stigmenöffnung schieben und dieselbe mithin willkürlich und vorübergehend verschliessen; oder auch entfaltet sich der mit Muskeln ausgestattete Schliessapparat dahin, dass die Mündungen für längeren Aufenthalt im Wasser zugemacht werden können. Der Stigmenrand kann auch von einem Kranz von Borsten oder Härchen umgeben sein, welche vor dem Eindringen des Wassers schützen und beim Untertauchen ein Luftbläschen mitnehmen (wie dieses bei vielen holopneustischen Wasserinsekten, z. B. *Hydrocorisae* und den Imagines der Schwimmkäfer der Fall ist); die frei herumschwimmende Larve hebt dann nur diese Mündungen an die Wasseroberfläche um Luft zu schöpfen. Oder auch verlängern sich die stigmentragenden Segmente, oder Theile derselben, aus-

serordentlich, bis die schwerfällige, auf dem Boden herumkriechende Larve mit der Spitze der Stigmentuben die Oberfläche erreicht. Beispiele liefern die oben angegebenen Gattungen.

Bei der *Metamorphose* [1]) öffnen sich in der Regel die geschlossenen Stränge in ähnlicher Weise, wie diejenigen bei den apneustischen, was an den Exuvien am leichtesten zu beobachten ist. Es kommen jedoch dabei die mannigfaltigsten Variationen in Bezug auf die Zahl derselben vor; bei einigen geschieht dieses schon bei der Verpuppung (z. B. *Dytiscus?*), bei anderen erst beim Ausschlüpfen der Imago (z. B. *Culex*). Wenn einige Aeste *bei der Puppe geschlossen* bleiben, so ist dies meistens *bei den Thoracalen* der Fall. Die Larvenstigmen hingegen werden in unten noch zu besprechender Weise geschlossen, und die Imagines besitzen also nur offene Stigmen: sie sind, wie die vorher besprochenen, holopneustisch, aber sie besitzen zwei thoracale und nur sieben abdominale Stigmenpaare (Schema 5—*e*), also eine reducirte Anzahl Stigmen.

Es giebt ausserdem noch metapneustische Larven, die nicht im Wasser leben und deshalb nicht ganz wie die Obigen erklärt werden können, nämlich die Larven *ectoparasitischer Dipteren* (*Conopidae, Pipunculidae, Ocyptera* u. a. [2]). Bei diesen, oder wenigstens einem Theile derselben, ist nur

---

[1]) Am *Schema* (Taf. 2) sind die Formentypen des Tracheensystems der Larven mit 1—14, die der Imagines mit *a*—*h* bezeichnet; der verschiedene Uebergang bei der Metamorphose wird mit Linien angedeutet.

[2]) Barthélemy (Études anat. et phys. sur un Diptère Tachinaire; Ann. d. sc. nat., IV Sér., T. VIII, S. 111) fand bei der Larve von *Senoncetopia atropivora* nur zwei Stigmen am letzten Ringe, welche sie ausserhalb des Wirthes streckt um Luft zu holen. Bei der vierten Häutung sind bei der Nymphe noch nur diese vorhanden; sie erhält aber bald ein Paar am ersten, dritten und allen folgenden, während das hinterste Paar sich zu ein einziges Stigma zu vereinigen scheint. Es entsteht nämlich in jedem Segmente ein Ast welcher sich bis zum Stigma streckt, — also fast ganz wie bei *Culex*. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass auch die Metathoraxstigmen in gewöhnlicher Ordnung bei der Metamorphose geöffnet werden.

das hinterste Stigmenpaar offen, und sie athmen in der Weise, dass sie diese Stigmen ausserhalb des Wirthes oder in eine seiner grösseren Tracheen stecken, wo sie dann Luft holen. Es lässt sich dieser Fall in ganz ähnlicher Weise erklären, wie bei den übrigen metapneustischen Larven, nur dass hier die *Körperflüssigkeit des Wirthes* bei der Anpassung dieselbe Rolle spielt, wie das Wasser bei den anderen, und dass in der Lebensweise und in den Gewohnheiten der Larve eine Vorrichtung getroffen ist, durch welche das Einathmen der freien Luft, trotz des Schmarotzerlebens, zugelassen wird.

Vielleicht [1]) wäre hier der rechte Platz die *pupiparen Dipteren* zu erwähnen. Nach Leuckarts [2]) Untersuchungen besitzen diese während der Entwickelung allerdings drei Stigmenpaare aber nur die hintersten; sie zeigen mithin einen modifizirten metapneustischen Typus. Durch diese aus dem mütterlichen Körper herausgestreckte Stigmen athmet das junge Thier bis es nach dem Ausschlüpfen aus der gelegten Puppe mehrere Stigmen erhält. Es spielt hier das *Mutterthier selbst* bei der gehemmten Entfaltung der vorderen Stigmen dieselbe Rolle, wie im vorigen Falle der Wirth des Schmarotzers.

Es ist hier nöthig zu bemerken, dass die propneustische Form, wenigstens meines Wissens, nur für Puppen metapneustischer Larven angegeben ist. Es scheint mithin als wenn der erstere Formentypus den letzteren voraussetzte. Dass beide sich zeitlich vertreten lässt sich auch leicht begreifen, wenn man die Anpassung an das Medium als Entstehungsursache der Geschlossenheit anerkennt. Beim Aufsuchen der Nahrung im Wasser muss nämlich das Munde, die orale Spitze des Körpers, nothwendig im Medium bleiben; für die Respiration wird mithin allein der entge-

---

[1]) Das Tracheensystem der *Strepsipteren* muss mit den Gesichtspunkten vorliegender Abhandlung noch eingehender untersucht werden, ehe man es wagen kann, dessen Formentypus zu bestimmen.

[2]) Leuckart, Die Fortpfl. und Entw. der Pupiparen; Abh. d. Natforsch. Ges. zu Halle, 1858, IV Hft.

gengesetzte, *aborale* Pol verwendbar, und es kommt also hier das extremste Stigmenpaar zur Entfaltung. Die Puppe dagegen nimmt keine Nahrung auf und daher kann sich das extremste Stigmenpaar des *oralen* Poles öffnen, und zwar weil das hintere Paar sich dabei in unten noch zu betrachtender Weise verschliesst. Bei der Metamorphose (Schema, 6—*e*) verschwindet auch das vordere Stigmenpaar. Beide sind mithin *nicht gleichzeitig* an einem und demselben Individuum vorhanden, und hierin liegt der Unterschied zwischen diesem und dem nun zur Betrachtung aufzunehmenden Formentypus hemipneustischer Larven.

Es giebt fernerhin Insektenlarven, welche gleichzeitig am Hinter- und Vorderende des Körpers offene Stigmen tragen, während alle mittlere geschlossen sind; dieser Formentypus wird von Brauer als **amphipneustisch** (Schema, 7) bezeichnet. Das *hintere Paar* Stigmen ist dann, wie im vorigen Falle, das am eilften Körpersegmente (den Kopf nicht mitgerechnet); das *vordere Paar* liegt am Hinterrande des ersten Körperringes, also am künftigen Prothorax. Zahlreiche Beispiele liefern die Dipterenlarven, wie die der Familien der *Oestridae* [1]), *Asilidae* [2]) u. a. Wenn eins dieser Stigmenpaare weniger entfaltet ist, so ist dieses mit dem vorderen der Fall. Es giebt Arten, bei welchen das Lumen dieser Stigmen-Aeste und der Stigmen sogar fraglig scheint, und bei welchen vielleicht nur der stärker chitinisirte Insertionspunkt der Tracheenäste auffällt und den Eindruck von offenen Stigmen macht; es wären dann diese Formen in der That nur *metapneustische.*

Wie Weissmann [3]) nachgewiesen hat, ist der Formentypus des Tracheensystems bei *Musca* im ersten Larvensta-

---

[1]) Brauer, Die Oestriden des Hochwildes; Verh. d. zool.-bot. Ges. in Wien, 1858, S. 400—410.

[2]) L. Dufour, Recherches pour servir à l'hist. des metamorphoses des Asiliques; Ann. d. sc. nat., III sér. Zool., Tome XIII, 1850.

[3]) Weissmann, Die nachembryonale Entwickelung der Musciden; Zeitschr. f. wiss. Zool., 1864. (Das Tracheensystem der Larve S. 201—204)

dium ein *metapneustischer* (Schema 5). Bei der nächsten Häutung der Larve entsteht aber nicht nur am ersten Körperringe (Prothorax) ein anderes Stigmenpaar, wodurch die Larve *amphipneustisch* (Schema 7) wird, sondern es öffnet sich gleichzeitig (Schema 8), und späterhin bei der zweiten Häutung (Schema 9), dicht neben den beiden hinteren Stigmen eine neue Spalte, wodurch die erwachsene Larve schliesslich (Schema 9) drei Spalten auf einer und derselben Chitinplatte erhält, und also einen modifizirten amphipneustischen Typus zeigt. Nach Weissmanns Beschreibung sind die vorderen (prothoracalen) Aeste strangförmig präformirt. Der neuen Spaltenbildung neben den hinteren Stigmen geht eine Wucherung des Tracheenepithels voraus. Ich möchte in dieser Wucherung wenn nicht gerade die selbstständig präformirten, so doch die verschmolzenen Peritonealfäden oder Stränge sehen, welche jedesmal ein neues Stigma öffnen. Wenn man daher mit den meisten Autoren nicht von *einem Stigma mit drei Spalten*, sondern von *drei Stigmen* spricht, so geschieht es nach meiner Deutung mit Recht, weil jedes von diesen drei Stigmenpaaren ursprünglich seinem eigenen Segmente angehört, aber rückwärts gegen einander gedrängt ist, wodurch die Insertionstellen der Aeste in eine gemeinschaftliche „Stigmenplatte" verschmolzen sind [1]). Durch diese Verdrängung sind auch die Tergiten, besonders dasjenige, welches als das eilfte bezeichnet wird, umgestaltet, die ganze hintere Spitze des Körpers etwas aufwärtsgebogen, schief abgestutzt, und nicht, wie bei den *Oestriden*, allmählich verjüngt [2]).

Zwischen diesen extremsten Stigmenpaaren sind keine

---

[1]) Eine solche Annäherung der Stigmen drei verschiedener Segmente und Zusammenschliessung derselben in einer Stigmenplatte, ist um so weniger befremdend, als bei einigen metapneustischen *Syrphiden*-larven und bei der amphipneustischen Larve von *Haematopota* (nach Brauer, zool.-bot. Ges. in Wien, 1869, S. 922) die beiden Stigmen und demselben eilften Segmente sich einander annähern und Spalte bilden (Brauer, Pl. XIII, Fig. 7 c).

[2]) vgl. Brauer, Die Oestriden des Hochwildes; Verh. d. zool.-Wien 1858 S. 400—410.

andere zu finden. Wenn wir nun wissen, dass bei den metapneustischen Larven anstatt Stigmenäste nur Stränge vorhanden sind, ferner dass die vorderen Stigmenäste bei *Musca* ebenfalls zuerst strangförmig präformirt sind, und dass es unter den als amphipneustisch angegebenen Dipterenlarven alle Uebergänge giebt, von der mikroskopisch kleinen bis zur grösstentfalteten (verschiedene *Hypoderma* Arten [1]) nach Brauer), — und wenn wir uns schliesslich erinnern, wie der metapneustische Formentypus entstanden ist, — so wird es leicht auch den *amphipneustischen* Typus in ähnlicher Weise zu erklären. *Die mittleren Stigmenpaare der Larven sind deswegen nicht zur Entfaltung gekommen, weil diese Körperringe meistens in flüssigen Aufenthaltsstoffen* (nassem Boden, faulenden thierischen Stoffen) *bleiben.* Nur *die beiden extremen Enden des Körpers* werden ausgestreckt und die daselbst belegenen Anlagen der Stigmenäste sind daher die geeignetesten die Function der Luftholung zu übernehmen. [2]) —

Es giebt aber ausser den in den erwähnten Stoffen lebenden amphipneustischen Larven auch solche, die *in der atmosphärischen Luft selbst leben* und dennoch denselben Typus des Tracheensystems zeigen, z. B. die auf Blättern lebenden aphidiphagen Larven von *Syrphus* (*Scaeva* Zett.) Dieser scheinbare Widerspruch des gegebenen Causalconnexes der Morphogenese findet eine einfache Erklärung

---

[1]) Brauer, Ein Beitrag zur Lösung der Frage, wie die *Hypoderma*-Larven unter die Haut ihres Wohnthieres gelangen; Verh. d. zool. bot. Ges. in Wien 1862, S. 509.

[2]) Durch diese Erklärung finden die besprochenen Stigmen durch äussere Lebensbedingungen ihre mechanische Begründung, indem sich von vielen angelegten Organen vorläufig nur einzelne entfalten, — eine Bedingung, welche wir in den über diesen Gegenstand gewöhnlich gegebenen Redensarten vermissen, wie z. B. in der folgenden: „En destinant ces larves à vivre dans certaines substances susceptibles d'obstruer leurs stigmates, la nature a dû les mettre à l'abri de tout danger; et, pour cela, elle a placé leurs organes respiratoires dans des pieces particulières à chaque extrémité du corps.“ (Lacordaire, Introduction à l'Entomologie, Paris 1834, P. 94).

durch die Annahme, dass die Larven auch dieser Thiere *früher im flüssigen Aufenthaltsmedium lebten, sich aber der Lebensweise in der Luft wieder angepasst, und die auch für diese Verhältnisse genügende Zahl der Stigmen beibehalten haben.* Es wird diese Deutung dadurch bestätigt, dass die dieser Gattung so nahe verwandte *Eristalis* (*Syrphus* Zett.) im Larvenstadium immer noch in einem ähnlichen Medium lebt, wie die vorher besprochenen Familien, und deshalb auch den metapneustischen Typus behalten hat. —

Auch bei den amphipneustischen Insektenlarven werden die beiden Paare Larvenstigmen in noch zu besprechender Weise bei der *Metamorphose* geschlossen und gehen gänzlich verloren, während erst jetzt die mittleren sich entfalten, öffnen (Schema 9—*f*, *g*). Dieser Vorgang ist von Weissmann[1]) bei *Musca* und *Sarcophaga* eingehend beschrieben worden; da seine Darstellung aber in gewissen Theilen mit meinen Deutungen und meiner allgemeinen Auffassung in Widerspruch zu stehen scheint, erlaube ich mir dieselbe kurz zu besprechen, trotzdem ich, der ungünstigen Jahreszeit wegen, keine eigene Untersuchungen über die Musciden habe vornehmen können.

Nach Weissmann bildet sich das Tracheensystem der Puppe im Anschluss an das der Larve in der Weise, dass die Hauptstämme und -äste verbleiben, während der peripherische Theil neugebildet wird. Die Peritonealschicht der Längsstämme hebt sich in gewöhnlicher Weise von der Intima ab (Weissm. Pl. XXIV, Fig. 32, 37), welche letztere nicht weit hinter den höckerförmig hervorragenden vorderen Stigmen [2]) in zwei Abschnitten zerreisst (Fig. 37). Da die Pup-

---

[1]) Weissmann, Die nachembryonale Entwickelung der Musciden; Zeitschr. f. wiss. Zool. 1864. (Die Bildung des Tracheensystems der Puppe S. 255—257, und das Tracheensystem der Fliege S. 304—306).

[2]) Die auf dem Rücken des Prothorax stehenden hornartigen Zapfen (die Stigmenhörner) hält Weissmann (S. 304) für *morphologisch gleichwerthig* mit den Flügeln und Schwingern, d. h. für Rückenanhänge des Prothorax, *dorsale Gliedmaassen.* Ich kann dieser Deutung hier noch

pe in der Larvenhaut verbleibt und dieselbe nicht als Exuvien abstreift, verbleiben auch die Aeste der Tracheenintima im Körper. Wenn nun der Kopf sich zu entfalten anfängt, drängt er in der Larvenhaut den Thorax weiter zurück; die prothoracalen Stigmen der Puppe werden mithin von den entsprechenden Stellen der Larvenhaut entfernt, wodurch das vordere Stück der Intima ganz allmählich und passiv aus der Puppe herausgezogen wird. Das hintere Stück wird beim Ausschlüpfen der Fliege ebenfalls aus dem Körper entfernt. Die Oeffnungen aber, die die Tracheenröhren durchtreten liessen, schliessen sich wieder und verwachsen. Es öffnen sich dagegen bei der Fliege zwei Paar thoracale und vier Paar abdominale Stigmen (Schema *g*), welche wie gewöhnlich gelegen sind [1]).

Weissmann meint (S. 255), dass das in dieser Weise entstehende Tracheensystem der Puppe nur zum kleineren Theil sich in Anschluss an die Tracheen der Larve bildet, zum grössten Theil aber selbstständig entsteht; und da (S. 304) ferner die Puppe nur ein, und die Fliege sechs Paare Stigmen trägt, von welchen keine gemeinschaftlich sind, schliesst er, dass das Luftröhrennetz beider ein anderes ist. Beide sind „so verschieden, dass dasjenige der Fliege sich nur in seinem kleinsten Theile im Anschluss an das der Puppe bilden kann, aber in seinem bei weitem grössten Theile eine vollkommen selbstständige Neubildung ist". „Der Zusammenhang zwischen altem und neuem Luftgefässsystem ist also ein sehr geringer; nur wenige Aeste, wie z. B. die Tracheen der Beine sind beiden gemeinsam". Die-

---

weniger, als bei *Corethra* (siehe S. 64), beistimmen, da diese Zapfen nur die stark chitinisirten Insertionsstellen eines hypodermalen Tracheenastes (Stigmenastes) bezeichnen, und deswegen auch eine andere Genese als die wahren Extremitäten zeigen, wie es Weissmann selbst nachgewiesen hat.

[1]) Ohne eigene Untersuchungen kann ich nicht entscheiden, ob bei *Musca*, wie bei *Corethra*, der Thorax aus vier Ringen besteht, wie ich jedoch nach den oben S. 59 in der Note gegebenen Erläuterungen vermuthe.

se Neubildung findet nach Weissmann dadurch statt, dass, bei dem von ihm als *Histolyse* bezeichneten (S. 262, 326) Zerfall aller oder wenigstens der meisten Organe während des Puppenschlafes, die histologischen Elemente der Organe eine fettige Degeneration erleiden und einen Trümmerhaufen von Fettmolekeln darstellen. Aus diesen vereinigen sich später, und zwar unabhängig von den Puppentracheen, gleichzeitig an allen Orten neue Zellen zu blassen Strängen, die dann feinere und gröbere Röhren in der Weise (S. 306) bilden, „dass die Zellmembran selbst zur Wand der Röhre wird, ihr Lumen zum Lumen derselben. Die Ablagerung der elastischen Intima findet dann auf der Innenfläche der Zellwand statt, daher denn die so entstandenen Tracheen nur eine sehr dünne Peritonealhülle besitzen (vergl. auch S. 289).“ Dieses Luftröhrensystem behält dann die Fliege.

Der ganze histogenetische Process, den Weissmann unter *Histolyse* beschrieben hat und einige andere Autoren auch angenommen haben, ist mir nicht nur im Allgemeinen, sondern speciell bei dem jetzt zu besprechenden Organe, ganz unverständlich. Wenn auch beim Puppenleben auf einmal viele Organe einer durchgreifenden Neubildung unterliegen, und wenn dabei die vorhandenen Gewebselemente, z. B. die Zellen der Peritonealhaut, vielfach getheilt und auf Kosten anderer Gewebe vermehrt werden, indem sie z. B. eine Menge neue Tracheenzweige entfalten, so hört doch die Peritonealhaut ebenso wenig auf, dieselbe Peritonealhaut, als auch dasselbe Tracheenepithel zu sein. Es müssen mithin die aus derselben Haut gebildeten Längsstämme von der Larve bis zur Fliege dieselben sein, wenn auch einzelne Aeste verschwinden und andere auftreten. Als Controlle der Identität könnten die Stigmenäste dienen, welche ohne Zweifel schon bei der Larve als blasse Zellenstränge, wie bei *Corethra*, präformirt sind; aber dieser ist bei der Untersuchung keine Erwähnung gethan, da sie, wie die übrigen unbedeutenden Zellenfäden, übersehen wurden. Mir ist es kein Zweifel, dass bei *Musca* wie bei *Corethra*, die Stigmenäste in allen Segmenten, wie gewöhnlich, schon bei der Larve angelegt

sind, dass aber anfangs nur die extremen Aeste, und bei der Fliege nur die mittleren sich entfalten. Der Wechsel der Stigmen bedingt aber keineswegs die Selbstständigkeit des Luftröhrensystems selbst, welches während verschiedener Abschnitte der Metamorphose einem und demselben Individuum zugehört [1]). Trotzdem also die Entscheidung dieser Frage noch durch erneuerte Untersuchungen, speciell von Querschnittreihen während successiver Stadien der Entwickelung der Puppe, abhängig ist, scheint meine Auffassung doch nicht in Widerspruch mit den Thatsachen zu sein.

Der amphipneustische Typus unterliegt also derselben allgemeinen Regel, wie der metapneustische, nämlich dass (Schema 7, 8, 9 — *f, g*) die Larvenstigmen bei der Metamorphose verschwinden und die Imago holopneustisch wird, jedoch mit mehr oder weniger reducirter Anzahl von Stigmenpaaren, je nach der Zahl der Larvenstigmen.

Hier ist der Ort darauf aufmerksam zu machen, dass *keineswegs jede partielle Verschliessung der Stigmen* (d. h. jeder hemipneustische Formentypus) *in der genannten Weise auf eine Anpassung des Organs an das Leben im flüssigen Medium zurückzuführen ist.* Es sind nämlich zahlreiche Fälle vorhanden, wo die Stigmen einzelner Segmente geschlossen sind *ohne dass das Thier das Medium gewechselt hat;* und zwar ist dies bei Körperabschnitten der Fall, welche auch Ringe besitzen, die offene Stigmen tragen, und wo mithin

---

[1]) Nur *die* Möglichkeit kann vorliegen, dass die Längsstämme selbst, welche die Fliege charakterisiren, bei der Larve luftleer, unentfaltet sind, und dass *anstatt dieser sich zwei Paare Visceraläste stark entfalten und in dem mittleren Abschnitt des Darms anastomosiren.* Dann hätten diese „Längsstämme" der Larve keinen weiteren Zusammenhang mit dem Integumente; aber sie wären dann auch keine wahren Längsstämme, identisch mit denen der Fliege, und homolog mit den zwei Längsstämmen anderer Larven, sondern nur Visceraläste; und die Anlagen der wahren Längstracheen dürften sich bei erneuerter Untersuchung auch bei der Larve als Zellenstränge herausstellen.

alle beide Segmente ganz *denselben* äusseren Lebensbedingungen ausgesetzt sind. Es ist klar, dass *die morphogenetischen Causalmomente hier nicht in äusseren Umständen zu suchen sind, sondern im Thiere selbst liegen.* Ich wage einen Versuch diese Formen des Tracheensystems aus genetischem Gesichtspunkte zu prüfen.

Während die bisher besprochenen hemipneustischen Larven nur wenige (das oder die polaren Paare) Stigmen offen haben, sind bei einer grossen Anzahl umgekehrt *in der Reihe der offenen Stigmen nur wenige geschlossene.* Je nach dem die verschlossenen an verschiedenen Segmenten liegen, entstehen verschiedene Formen, von denen wir jede für sich in Betracht ziehen wollen.

Die Stigmen des *zweiten und dritten Rumpfsegmentes* — die der flügeltragenden Thoracalsegmente bei der Imago — sind bei einer grossen Menge Insektenlarven *verschlossen, während alle die übrigen offen* sind. Die meisten Angaben lauten allerdings, dass diese Segmente bei der Larve gar keine Stigmen tragen; aber die anatomische Untersuchung weist nach, dass die Stigmenäste hier doch als Stränge vorhanden sind. Es dürfte also heissen, dass am zweiten und dritten Ringe *keine offene Stigmen* vorkommen. Diesen Typus wollen wir **peripneustisch** (Schema, 3) nennen [1]).

Bei den *Orthopteren* und *Hemipteren* [2]) sind die Thora-

[1]) Mit „*peripneustisch*" bezeichnet Schiner (Dipt. austr. I, S. IV), solche Larven, „bei denen die Stigmen auch nicht an den mittleren Ringen fehlen." Er lässt aber unentschieden ob sie *an allen vorhanden sind*, oder ob sie doch *an den Thoracalsegmenten fehlen;* er thut dies offenbar weil bei den Dipteren *alle* Stigmen so äusserst selten offen sind. Ich beziehe deswegen seine Bezeichnung auf die Form *mit geschlossenen Thoracalstigmen*, da es passend scheint die *ganz offene* Form des Tracheensystems holopneustisch zu nennen.

[2]) Es ist hier eine Reservation nöthig. Bei den *Hemipteren* hat man lange Zeit die Angaben L. Dufours über nur 2 + 7 bis 1 + 5 und 0 + 8 (*Nepa*) Stigmenpaare wiederholt, bis Schiödte (Naturhistorisk Tidsskrift, 3 Række VI, 1869; Ann. and Mag. of Nat. Hist. 4 Ser. VI, 1870, p. 225—249) nachgewiesen hat, dass alle *Heteroptera* 2 + 8 Stigmenpaare besitzen. Ich habe diese Zahlen noch nicht durch eigene Un-

calstigmen nur dann geschlossen, wenn auch alle andere geschlossen sind (bei den apneustischen); nur ausnahmsweise (Schema, 2—*b*, *c*) gehen aus apneustischen Larven hemipneustische (jedoch nicht peripneustische) Imagines dadurch hervor, dass die Oeffnung der Stigmen nur eine partielle wird. Die hemimetabolischen (resp. ametabolischen) Insekten mit offenem Tracheensystem haben also zwei Paare grosse Thoracalstigmen, weil der voluminöse und muskelreiche Brustkasten es so verlangt, und acht Paare Abdominalstigmen, die kleiner sind, weil sie unbedeutendere Bezirke mit Tracheen zu versorgen haben. Die letztgenannten sind aber keine „falsche Stigmen", wie Newport sie nennt (siehe oben S. 32): denn falsch kann man nur ein geschlossenes, obliterirtes Stigma nennen.

Dagegen sind die Stigmen der genannten Thoracalsegmente der Larve, auch wenn die übrigen Stigmen offen sind, bei folgenden Gruppen geschlossen:

bei den *Neuropteren: Planipennia* [1]). — [Wahrschein-

---

tersuchungen controllirt, verlasse mich aber auf diesen Autor. Sollten auch erneuerte Nachforschungen die angegebene Verschlossenheit bestimmter Stigmen (z. B. bei *Nepa*) als Thatsache erweisen, und also Larven auch hemimetabolischer Insekten als hemipneustisch nachweisen, so kann diese Entdeckung später mit der im nachfolgenden Theile meiner Arbeit gegebenen Darstellung des Themas in organischen Zusammenhang gebracht werden. — Meines Wissens ist die Anzahl der Stigmen der *Homoptera* nach dem Erscheinen von Schiödtes citirter Abhandlung nicht genau untersucht. Ich schliesse also, bis Thatsachen es anders nachweisen, nur aus Analogien, dass auch diese sich wie die Heteropteren verhalten.

[1]) Vergl. Brauers Abhandlungen über die Entwickelung und Metamorphose verschiedener Neuropteren, in Verh. d. zool.-bot. Ges. in Wien. — Im Jahrg. 1863, S. 311 sagt Brauer über die *Panorpiden*larven: „von Stigmenpaaren finden sich zehn vor; von diesen gehören zwei dem Brustkasten an; das erste liegt seitlich am Vorderrande des ersten Abdominalsegmentes, gehört aber durch den Verlauf seiner Trachea dem Metathorax an. Die übrigen liegen seitlich am Vorderrande des 2—9 Hinterleibssegmentes." Brauers Taf. XIII, Fig. 2 giebt in der That für *Panorpa communis*, und Taf. XIV, Fig. 1 für *Bittacus* den ersten Thoracalring mit Stigmen, ferner die zwei folgenden ohne diese, und dann *neun* Hinterleibsringe mit Stigmen. Ganz ebenso bildet Brauer

lich bildet unter den Trichopteren die Gattung *Enoicyla* keine Ausnahme. Nach Fr. Müller[1]) sollen die Termitiden-Larven zwei thoracale und acht Hinterleibsstigmen haben; ob beide der erstgenannten wirklich offen sind, oder nur das vordere Paar, ist noch zu bestimmen]. — Ferner

bei allen *Lepidopteren;*

bei dem grössten Theil der *Coleopteren.* — [Ausnahmsweise sind unter diesen die *Mesothorax*-Stigmen offen nach L. Dufour, Laboulbène, Rolph und P. Mayer bei folgenden Gattungen: *Carabus, Potamophilus, Elmis, Macronychus, Buprestis, Elater, Lampyris, Lycus, Triphyllus, Eucinetus, Dascillus, Psephenus, Ergates* und *Micralymma,* — wahrscheinlich noch bei vielen anderen. Die *Metathorax*-stigmen sind offen bei *Lycus* und *Elmis,* nach Rolph.] — Ferner

bei dem grössten Theil der *Hymenopteren.* — [Ausnahmsweise sind die beiden Paare, am Meso- und Metathorax, offen bei den Aculeaten, ebenfalls bei den Siriciden, unter denen bisweilen[2]) dasjenige am dritten Ringe geschlossen ist. Bei *Pimpla* und *Microgaster* (erwachsenen Larven) ist nur das Mesothorax-Stigma offen (nach Reinhard). Dasselbe dürfte bei allen Ichneumoniden der Fall sein, wenn Ratzeburgs (Ichn. d. Forstins., S. 7) Stigmen am Hinter-

---

für *Bittacus italicus* (Verh. 1871, Pl. III, Fig. 1) neun Hinterleibsstigmen ab. Indessen kommt, meines Wissens, ein Stigmenpaar am *neunten* Hinterleibsringe (12:ten Rumpfsegmente) bei keinem einzigen Insekte vor; es scheint dasselbe nur aus Versehen angegeben zu sein, denn nach dem Texte (S. 319) sollen bis *am achten* Hinterleibssegmente die „dreizipfeligen Fortsätze" vorkommen, unter welchen die Stigmen liegen, und bei allen anderen Figuren derselben Abhandlung sind nur 1 + 8 Stigmenpaare gezeichnet.

[1]) Fr. Müller, Beiträge zur Kenntniss der Termiten; Jenaische Zeitschrift IX, 1875, S. 257.

[2]) Nach L. Dufour (Rech. anat. sur les Urocérates; Ann. des sc. nat., IV Sér., T. I, S. 205) ist das zweite Stigmenpaar (am Metathorax) bei *der Imago* der Siriciden ein „falsches", verschlossenes, ohne entsprechende Tracheenäste (ob auch ohne strangförmige Reste ist noch zu untersuchen).

rande des ersten Ringes in der That dem zweiten gehören]. — Ferner

bei fast allen *Dipteren.* — [Offene Thoracalstigmen fand Ratzeburg (Forstins., III, S. 148) bei *Dilophus febrilis* L.] Bei dieser Ordnung sind die meisten Larven amphipneustisch; typisch peripneustisch sind nur *Cecidomyia, Mycetophilidae, Bibionidae* und *Stratiomys* (p. pt.).

In Bezug auf das Vorhandensein von offenen Stigmen am zweiten und dritten Rumpfsegmente den Larve ist also eine auffallende Differenz zwischen der *hemimetabolischen* (resp. ametabolischen) und den *holometabolischen* Insekten vorhanden. Der Unterschied lässt vermuthen, dass die Verschliessung dieser Stigmen mit der vollkommeneren Metamorphose der letztgenannten Insekten in Causalconnex steht. Und dies giebt Veranlassung, die Deutung des peripneustischen Formentypus des Tracheensystems in Zusammenhang mit der in neuerer Zeit ausgesprochenen Auffassung der Körpergestalt der Insekten-larven zu bringen. Der Uebersicht wegen will ich also ein kurzes Resumé dieser Auffassung hier einschalten, in Bezug auf Details auf die unten citirten Abhandlungen hinweisend.

In seinen scharfsinnigen „Betrachtungen über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenztheorie“ hat zuerst Brauer [1]), wie nachher auch Lubbock [2]) und Packard [3]), auseinandergesetzt, dass keineswegs alle Formentypen der verschiedenen Insektenlarven mit einander gleichwertig sind. Diejenigen Insekten, welche die ältesten Formen repräsentiren, sind als Larven nur wenig von den entsprechenden Imagines verschieden, indem das erste Stadium hauptsächlich nur durch einen Wachsthums-

---

[1]) Brauer, Verh. der zool.-bot. Gesellsch. in Wien, 1869, S. 299.

[2]) Lubbock, Monograph of the Collembola and Thysanura, London 1873, Chapt. III. — Ferner in: On the Origin of Insects; Journ. of the Linn. Soc. XI; — und in: Origin and Metamorphoses of Insects, London 1874.

[3]) Packard jr, The Ancestry of Insects; Chapt. XIII of „Our common insects.“ Salem 1873.

process und durch mehrere Häutungen in das andere übergeht; diese Larvenform wird **campodeen-ähnlich** oder **leptiform** genannt und kommt z. B. bei den Termitiden, Blattiden, Perliden und Ephemeriden vor. Durch successive Vervollkommnung kann auf diese Weise sogar eine ziemlich hohe Differenzirung erreicht werden, z. B. von den Acridien, Locustiden, und (besonders wenn ein wichtiges Organsystem, die Mundtheile, noch transformirt wird) den Hemipteren. Aber es kann die Entwickelung auch eine Verwickelung werden dadurch, dass sich *schon die Larve*, welche als campodeen-ähnlich aus dem Ei kommt, in Anpassung an ganz besondere, für die Ernährung günstige Lebensbedingungen, mehr oder weniger umgestaltet. Zeigt also die Larve zwei oder mehrere successive Formen, so nennt man die Umgestaltung *Hypermetamorphose*. Nimmt aber die zweite, differenzirtere Form so Ueberhand, dass die junge Larve bereits von Anfang an sie annimmt, so wird diese zunächst **raupenähnlich** oder **erucaeform**, wie bei vielen Neuropteren, Coleopteren, Hymenopteren und Dipteren, sowie aller Lepidopteren. Diese Form ist also eine relativ später entstandene. Die Umgestaltung steigert sich in der fusslosen, **maden-ähnlichen** oder **euliciformen** Gestalt der Larven vieler Dipteren und Hymenopteren, bis zu den ganz kopflosen, acephalen. Soll nun aus den in dieser Weise entstellten Larven eine geflügelte Imago hervorgehen können, so wird es nothwendig, dass das Thier nicht nur einen einfachen Wachsthumsvorgang zeigt, sondern eine wesentliche Transformation erleidet. In den meisten Fällen ist diese so durchgreifend und allseitig, dass sie die meisten Lebensfunctionen gleichzeitig alterirt; das Thier unterliegt nun während eines ruhenden Puppenstadiums einer vollständigen Umgestaltung. Geht eine campodeen-ähnliche oder eine differenzirtere Larve in ein Puppenstadium über, so wird die Imago, welche sich nach solchen Vorbereitungen entfaltet, in den meisten Fällen eine differenzirtere, als diejenige, welche nach allmähligem Wachsthum entsteht. Den einfacheren, ursprünglicheren Entwickelungsmodus nennen

wir eine **unvollkommene Metamorphose** und die Insekten **hemimetabolisch** (resp. ametabolisch). Dagegen wird die complicirtere Entwickelung mit discreten Phasen eine **vollkommene Metamorphose,** und die Insekten **holometabolisch** genannt. Während der Entfaltung des Insektenstammes ist also *zwischen den Stadien des Eies und der reifen Imago ein differenzirtes Larvenstadium nachträglich eingeschoben;* und die *primäre, unvollkommene* Metamorphose hat eine *secundäre, vollkommene,* phylogenetisch hervorgehen lassen.

Halten wir diese Morphogenese der Larvengestalten klar vor Augen, und geben wir darauf Acht, in welchem Grade die Entfaltung der einzelnen Rumpfsegmente durch die angegebene Einschiebung der differenzirteren Larvengestalt oder des Puppenstadiums alterirt wird, so gelangen wir zu folgenden Schlussfolgerungen. Unter allen Segmenten wird keins der ursprünglichen campodeen-ähnlichen Larve durch den Uebergang in die anderen Larvengestalten so transformirt, wie das zweite und dritte. Ursprünglich trugen nämlich diese Ringe (wie auch der erste) relativ grosse ventrale Gliedmaassen, und beide entfalten allmählich schon bei den älteren Larven auch die Anlagen der künftigen dorsalen Gliedmaassen. Bei den differenzirteren Larven dagegen tragen sie relativ unbedeutende oder gar keine Beine und erst bei der Verpuppung entfalten sich die Flügelanlagen. In Folge dieser mangelhaften Entfaltung der Extremitäten bei der Larve fehlt ihnen auch zum grössten Theil die Muskelmasse, welche diese bewegen. Aber während des Puppenstadiums entfalten sich alle diese Organe, so dass sie bei der Imago in voller Function sind. Beim Mangel der genannten Organe im Larvenstadium fehlen auch die Verzweigungsgebiete der Tracheen, welche sonst den Stigmen dieser Körperringe entspringen. Es ist daher begreiflich, dass auch diese Stigmenäste selbst, mithin gleichfalls die Stigmen, in ihrer Entfaltung einer entsprechenden Hemmung unterliegen. Sie können doch bei der Larve ebenso wenig *gänzlich* fehlen, wie (S. 78) die Stigmenäste der apneusti-

schen Larven; denn sie müssen bei der Metamorphose sich entfalten: *daher verharren die Stigmenäste des zweiten und dritten Ringes durch das ganze Larvenstadium als Stränge,* während sich die der übrigen entfalten.

Die Larve, welche vorzugsweise die Ernährungs- und Wachsthums-vorgänge vollzieht, kann die Stigmen der beiden Thoracalsegmente um so eher entbehren, da ihre Function (wenn *beide* geschlossen sind) in der Regel von einem anderen, dem am ersten Ringe (Prothorax), geleistet wird [1]), welches den vorderen Theil des Thorax und den Kopf mit Tracheen versorgt. Aber die Imago braucht für die Fortpflanzung eine höhere Beweglichkeit als die Larve, also auch eine grössere Menge von Luft, einen vollkommeneren Respirationsapparat. Es bedarf wohl keines Beweises, dass viele und kleine Stigmen, ein Paar an jedem Segmente, den Organismus nicht besser mit Luft versorgen, als wenige, die aber für den Luftzugang specieller eingerichtet sind. Da die höhere Entwickelung der Stigmen mit ihren Verschlusseinrichtungen einen Raum in Anspruch nimmt, welcher nicht in jedem Segmente abgegeben werden kann, und da die differenzirtere Imago durch die Anpassung bestimmter Segmente zu gewissen Vorrichtungen eine Arbeitsvertheilung und ein Raumersparniss gewinnt, so werden nur wenige von den Stigmen höher entfaltet. Dies ist in der Regel mit den sich erst bei der Metamorphose öffnenden Thoracalstigmen der Fall. Es kommt also auf die Organisation und Function der einzelnen Körperabschnitte an, welche Stigmen während der successiven Entwickelungsphasen des Individuums sich gar nicht entfalten, welche sich öffnen und welche offene Stigmen sich schliessen.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass *die morphogenetischen Causalmomente der Verschliessung einzelner Stigmenäste in der mit* **Arbeitstheilung** *und höherer morphologischen* **Differenzirung** *des ganzen Thierkörpers verbundenen* **Metamor-**

---

[1]) Weiter unten werde ich das prothoracale Stigmenpaar eingehender besprechen.

phose *liegen.* Je mehr sich unter allen Segmenten ein bestimmtes der Larve von dem entsprechenden der Imago unterscheidet, um so eher lässt sich annehmen, dass die Stigmenäste dieses Segmentes auch alterirt sind. Daher kommt der peripneustische Formentypus so häufig bei den Larven holometabolischer Insekten vor, und zwar bei allen den phylogenetisch successiven Larvengestalten, den campodeenähnlichen, den raupenförmigen und den madenförmigen.

Die (S. 92) angegebenen *Ausnahmen*, bei denen auch die später flügeltragenden Körperringe bei der Larve offene Stigmen tragen, gehören verschiedenartigen Gruppen an. Ihre Verschlossenheit muss, im Anschluss an die vorher gegebene Deutung, in verschiedenen Fällen auf zwei ungleiche Vorgänge zurückgeführt werden: entweder haben sich diese Stigmen in Folge zu geringer Differenzirung *noch nicht geschlossen*, oder sind sie bei fortgeschrittener Differenzirung *wieder geöffnet.* Das erstere deutet auf eine niedrige, das letzte auf eine höhere Stellung in Bezug auf die Morphogenese des Organsystems und also auch in der Verwandtschaft der resp. Gruppen. So z. B. sind die *Hymenoptera sessiliventria* anerkannt niedrige Hymenopteren, und unter denselben haben die Larven der *Siricidae* [1]) ein holopneustisches Tracheensystem, während die höher entfalteten *Apiariae* gleichfalls holopneustisch sind. Auf dies werde ich späterhin zurückkommen. —

Die besprochenen Thoracalstigmen sind nicht die einzigen, welche bei den peripneustischen Larven verschlossen sein können, sondern es ist dies bisweilen auch mit dem *vierten* Paare der Fall. Bekanntlich wurde von Audouin [2]) die Ansicht ausgesprochen, dass bei den Hymenopteren das vierte Rumpfsegment der Larve in den Thorax aufgeht, wo es das sogenannte *Postscutellum* bildet. Von anderen Auto-

---

[1]) Vergl. die Note [2]) S. 92.

[2]) Audouin, Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés; Ann. d. sc. nat., T. 1, 1824.

ren wurde diese Deutung besonders von Reinhard[1]) durch neue Beobachtungen begründet. Gerstäcker[2]) machte jedoch darauf aufmerksam, dass dies nur bei den als *Hym. apocrita* bezeichneten der Fall ist. Besteht mithin bei diesen Hymenopteren der Thorax aus vier Segmenten, an welchen bei der Larve drei Paare Stigmen angelegt, wenn auch nicht offen, sind, so ist dieselbe Zahl auch bei der Imago möglich. Der vierte Ring wird bei der Metamorphose fast ebenso umgestaltet, wie die vorherliegenden und erhält erst dann seine definitive Masse von Muskeln. Daraus erklärt sich, dass auch die *Stigmen des vierten Ringes*, wie die der beiden vorhergehenden, bei den Larven einiger Hymenopterengattungen unentfaltet, *verschlossen*, bleiben; warum dies nicht bei allen der Fall ist, lässt sich doch vorläufig nicht bestimmen. Aus Reinhards eben citirten Abhandlung erfahren wir, dass die Larven von *Aulax*, *Rhodites*, *Cynips*[3]), *Andricus* und *Teras* ein Paar offene Stigmen am zweiten aber im dritten und vierten Rumpfsegmente nur Stränge haben (Schema, 12); diese Stränge aber öffnen sich bei der Verpuppung und mithin besitzt die Puppe und die Imago drei Paare Stigmen am Thorax[4]).

Bei den genannten fünf Gattungen, sowie bei *Microgaster*, *Figites*, *Ibalia* und den *Pteromalinen* ist ferner das

---

[1]) Reinhard, Zur Entwickelungsgeschichte des Tracheensystems der Hymenopteren mit besonderer Beziehung auf dessen morphologische Bedeutung; Berl. ent. Zeitschrift 1865.

[2]) Gerstäcker, Über die Gatt. *Oxybelus* Latr.; Zeitschr. für d. gesammt. Nat. wiss. XXX, 1867, S. 1.

[3]) Reinhard beobachtete *Cynips fecundatrix*. Ein anderer Beobachter, Ratzeburg (Die Forst-Insekten III, S. 54), fand bei *Cynips Qvercus folii* offene Stigmen am Segm. 2 und 4—11; sie fehlten also blos dem dritten Ringe und die Art dürfte mithin wie die bereits oben angegebenen Siriciden beurtheilt werden.

[4]) Reinhard (S. 197) hat das versteckt gelegene mittlere Stigma (das eigentliche Metathorax-Stigma nach meiner oben S. 33 gegebenen Erklärung) allerdings nicht mit Bestimmtheit sehen können, schliesst aber auf seine Existenz daraus, weil dessen Stigmenast bei der reifen Larve sich, wie die übrigen persistirenden, beträchtlich erweitert.

Stigmenpaar am eilften Rumpfsegmente (Schema 12, 13) der Larve geschlossen; bei der letztgenannten Gruppe ist es sogar das einzige geschlossene (Schema, 14), da alle übrigen neun Stigmen bereits bei der Larve offen sind. Bei allen Gattungen aber wird dieses Paar bei der Metamorphose geöffnet und bildet bei der Imago am siebenten Hinterleibssegmente ein Paar grosse Stigmen. — Ferner sind ebenso bei *Cynips*, *Andricus* und *Teras* am *achten* und *zehnten* Körperringe der Larve keine offene Stigmen vorhanden, aber hier erhält auch die Imago keine Mündungen. Es bleibt einer näheren Untersuchung vorbehalten zu entscheiden, ob diese Mischformen des Tracheensystems bei der Larve und Imago Stränge besitzen oder ob auch diese wenigstens bei der Imago aufgegeben sind.

Wird einmal anerkannt, dass bei den Thoracalsegmenten die durchgreifende *Differenzirung bei der Metamorphose* die Verschlossenheit der entsprechenden Stigmen bei der Larve bedingt, so liegt es sehr nahe, dieselbe Ursache auch für die soeben angegebenen Hinterleibsstigmen anzunehmen. Denn wie das vierte Körpersegment den Thorax aufzubauen hilft, so nehmen die hinteren an der Bildung des Genitalapparats Theil und erleiden zu diesem Zwecke bei der Metamorphose eine grössere Umgestaltung als die anderen Abdominalringe. Ausserdem sind diese Hymenopteren zu den in morphologischer Hinsicht differenzirtesten, und ihre ganz eigenthümlichen Lebensbedingungen überhaupt am engsten angepassten Formen zu zählen. Es scheinen mithin genügende Gründe vorhanden zu sein, die Verschlossenheit auch ihrer Stigmen *auf Rechnung der fortgeschrittenen Differenzirung der Körpergestalt* der Imago zu schreiben.

In Folge der bisher besprochenen morphogenetischen Causalmomente ist die Anzahl der offenen Stigmen bei der Larve mehr oder weniger beschränkt, und zwar weil vom ersten Larvenstadium an *einzelne Stigmen ungeöffnet bleiben.* Es darf diese Reduction der Zahl jedoch keineswegs mit

einer ähnlichen, aber *auf ganz umgekehrte Differenzirungsvorgänge* beruhende Beschränkung der Stigmenanzahl verwechselt werden, nämlich *wenn Stigmen, welche bei der Larve offen waren, sich später bei der Metamorphose verschliessen und gänzlich* **verschwinden.** Im Vorhergehenden sind solche Fälle mehrfach, aber vorübergehend berührt; sie sind aber werth besonders betrachtet zu werden.

Nach Reinhards citirter Untersuchung sind bei den Larven der schon oben erwähnten Hymenopterengattungen *(Aulax, Rhodites, Cynips, Andricus, Teras)* viele offene Stigmenäste an den künftigen Hinterleibssegmenten vorhanden, aber bei der Imago sind sie nicht mehr zu finden. Sie werden (wie die Reinhards Abhandlung entnommene Fig. 25, Pl. 2, angiebt) vor der Verpuppung beträchtlich verengt, obliteriren sichtlich und *lösen sich dicht am Hauptstamme des Tracheensystems von diesem ab* (S. 193). Der am Stigma haftende Faden verliert sich unter die angrenzenden Organen, und wird mit den Larvenexuvien entfernt. Sollte auch am Integumente der Puppe zufällig eine trichterförmige Vertiefung geblieben sein, so gelang es dem Beobachter, selbst bei der sorgsamsten Präparation, nie einen Zusammenhang des Hauptstammes mit diesen Narben oder Oeffnungen aufzufinden (S. 199). An einer nicht näher bestimmten Species einer Gallwespe (an Eichen) habe ich selber bei verschiedenen Entwickelungsstadien diese Aeste auch beobachtet, aber *keine Reste derselben bei der Puppe* finden können [1]), weshalb ich annehme, dass Reinhards Beobachtung richtig ist.

---

[1]) Ich will hier jedoch auf einen Mangel der Untersuchungsmethode Reinhards aufmerksam machen. Er machte seine Beobachtungen an Exemplaren, die als mikroskopische Präparate frisch in Glycerinleim eingeschlossen waren und vom Glycerin allmählich durchsichtig wurden, da die in den Tracheen gebliebene Luft sie bei auf- wie durchfallendem Licht leicht unterscheidbar macht. Sind aber die Stigmenäste in der Mitte obliterirt, so enthalten sie an diesen Stellen keine Luft und bieten scheinbar eine Unterbrechung des Astes (vergl. Reinhards Abbildung, Fig. 25 meiner Abhandlung), trotzdem dieser vielleicht seine Continuität nicht aufgegeben hat. Reinhard und ich selber haben jedoch auch

Nach diesen Beobachtungen lässt sich mit Sicherheit annehmen, dass bei allen den oben schon besprochenen meta- und amphipneustischen Larven (z. B. *Dytiscus*, *Culex*, *Musca* u. a.) ein ganz ähnlicher Vorgang stattfindet, da man Stigmenäste, die bei der Larve offen waren, an den entsprechenden Segmenten der Imago gänzlich vermisst. Ist nun beim entwickelten Insekte die Zahl der Stigmen derart reducirt, dass *keine strangförmige* mehr vorkommen, so lässt sich diese Form des Tracheensystems nicht unter die hemipneustischen (S. 79) bringen. Aber andererseits ist auch nicht mehr die volle Anzahl von 2+8 Stigmenpaare, wie bei den holopneustischen Insekten, vorhanden. Es müssen diese Formen folglich, wie oben gethan, als *holopneustisch mit reducirter Anzahl Stigmen* (Schema, *e, f, g*) bezeichnet werden; z. B. *Hydrophilus* mit 2+7 Paare, *Sarcophaga* mit 2+5, *Musca* mit 2+4 u. s. w. Bei den *Cynipiden* und *Pteromalinen* wird die Zahl noch mehr reducirt, indem nur die extremsten Paare in Function bleiben, nämlich die drei [1]) thoracalen und das aboralste 3+1. Es liegt jedoch auf der Hand, dass eine solche Form keineswegs zum amphipneustischen Typus gehört, sondern eine *holopneustische Form mit ausserordentlich reducirter Stigmenzahl* ist, eine Form, die man als pseudo-amphipneustisch (Schema, *h*) bezeichnen könnte. —

Es bleibt hier noch ein Stigmenpaar zu besprechen, welches ebenfalls nur der Larve zukommt und bei der Metamorphose *verschwindet*, nämlich das *prothoracale Stigmenpaar*. Viele Coleopterenlarven, z. B. die der *Lamellicornien*, ferner die peripneustischen Larven der *Planipennia*, die Schmetterlings- und Afterraupen, die meisten amphipneusti-

---

bei der Dissection keine Reste finden können; ich bemerke aber dass wir solche noch nicht mit histochemischen Methoden nachgesucht haben, was allein unzweideutige Resultate ergeben kann.

[1]) Ich muss hier unentschieden lassen, ob auch das mittlere dieser drei Stigmenpaare (das des Metathorax) wirklich offen ist, oder ob dies nur scheinbar der Fall ist.

schen Dipterenlarven, und wahrscheinlich noch manche andere Gruppen, besitzen am genannten ersten Rumpfsegmente ein Paar offene Stigmen, von welchem aus stets der Prothorax und der Kopf mit Tracheen versorgt werden. Dieses liegt bei den amphipneustischen Formen am hinteren Rande, und bei den peripneustischen Formen in der Mitte des Segmentes. Es gehört entschieden dem Prothorax und nicht dem Mesothorax an, denn letzterer besitzt sein eigenes Paar noch geschlossener Stränge, wie es an Raupen leicht nachweisbar ist. Bisher ist aber bei keiner einzigen Imago ein offenes Stigma am Prothorax [1]) nachgewiesen. Es muss also dieses Paar bei der Metamorphose verloren gegangen sein. *Wie* dieses geschieht ist, so viel ich weiss, noch nicht genau beschrieben, dürfte aber einer eingehenden Untersuchung werth sein. Die Umstände erlauben mir augenblicklich nicht die nöthigen Beobachtungen anzustellen; aber ich will doch eine Vermuthung einreihen, welche sich vielleicht bestätigen lässt, wenn eine umständlichere Untersuchung vorgenommen wird.

Es ist einleuchtend, dass das erwähnte prothoracale Stigmenpaar bei den angegebenen Insektengruppen nicht ohne genetische Begründung auftreten kann. Sie müssen auch bei den Vorgängern dieser Gruppen, dem gemeinschaftlichen Insektenstamme, vorgekommen sein, wenn sie sich überhaupt bei einzelnen ihrer Descendenten erhalten haben können; denn eine vollständige Neuerwerbung eines solchen Organs ist morphogenetisch undenkbar. Dass sie bei einigen Gruppen, wie bei *Apis*, weder vorkommen noch gar embryonal angelegt werden [2]) lässt sich dadurch leicht erklären, dass man eine früher stattgefundene Obliterirung, wie auch ein aus Functionsmangel bedingtes gänzliches Verschwinden der Stigmenäste annimmt. Es ist mir ferner *kein Fall bekannt*,

---

[1]) Vergl. oben S. 33.

[2]) Nach den bekannten weiterhin citirten Untersuchungen über die Entwickelung der Biene, welche wir Kovalewsky und Bütschli verdanken.

dass bei der Larve wirkliche prothoracale Stigmen vorhanden wären, wenn das nächstfolgende Paar Aeste (das des Mesothorax) *offen ist.* Die ersteren scheinen den letzteren gegenüber *nur compensatorisch* zu fungiren und eben deswegen sich erhalten zu haben: denn ohne Function müssen sie gänzlich eingehen. Aus diesem Grunde besitzen die holopneustischen Imagines und Larven am Prothorax keine Stigmen, und bei den apneustischen ist von offenen Stigmen überhaupt keine Rede. Es entsteht daher die Frage, ob bei den Imagines der amphi- und peripneustischen Larven *Reste* dieser Stigmenäste noch zu finden sind, sowie auch ob bei den holopneustischen Larven irgend welche *entsprechende Gebilde* vorkommen.

Bei den Imagines der amphipneustischen Larven weiss ich von keinem Homologon oder Rest dieses Larvenorganes, sondern finde Weissmanns Behauptung, dass die Mündungen gänzlich verwachsen und verschwinden, richtig. Diese Stigmen gehen also in derselben Weise verloren, wie die Larven-Stigmen der metapneustischen Larven, und wie oben nach Reinhard für die Hinterleibsstigmen einiger Hymenopteren angegeben wurde. Aber bei den übrigen möchte ich *einen Rest des ausser Function gesetzten Stigmenastes,* welcher als solcher aufgegeben wird, *in einem im Halse gelegenen chitinisirten Queerbalken* finden, welcher einer eingehenderen Besprechung werth ist.

Es ist schon längst bekannt [1]), dass das Hinterhauptsloch bei einigen Insekten *(Orthoptera, Neuroptera, Lepidoptera)* durch einen Queerbalken in zwei Etagen getheilt ist (vergl. S. 9). Durch die obere, grössere verläuft der Darm sowie die zwei Paare Tracheenäste des Prothorax und des Kopfes; durch die untere verläuft die Ganglienkette, welche, wenigstens bei der von mir eingehender untersuchten Familie der Ephemeriden, eben unter und hinter den Balken das *Ganglion infra-oesophageum* bildet. Bei den Larven der Ephe-

---

[1]) Vergl. Leuckart, Lehrb. der Anat. der Wirbelthiere, in Wagners Zootomie, Leipzig 1847, S. 12.

meriden ist der Balken solid, und seine Wände sind aus denselben Schichten gebildet, wie sonst das Integument. Die Chitinschicht ist besonders stark verdickt, und giebt den Kaumuskeln Ansatz. Bei der Häutung springt die Chitinachse in der Mitte, und die trichterförmigen Zapfen werden zu beiden Seiten mit den Exuvien entfernt. Beim entwickelten Insekte ist daher im Balken ein spaltförmiges Lumen vorhanden. Dasselbe steht aber, soviel ich nach genauer Untersuchung finde, mit dem Tracheensystem in keiner Verbindung. Diese Beobachtungen zeigen eine auffallende Uebereinstimmung des Organs mit den obliterirten Stigmenästen. Man braucht sich nur die Queeranastomose zwischen den Stigmen, welche gleichfalls zwischen Darm und Ganglienstrang gelegen ist, ebenso obliterirt denken, wie die Stränge, und sich der geringen Breite des Halses erinnern, um diese Tracheenäste in einen Queerbalken umgewandelt zu haben. Dieser Queerbalken ist aber deswegen *nicht gänzlich aufgegeben* und verschwunden, weil seine stärker chitinisirten Wände als Muskelansatz verwendet werden und mithin *in andere Functionen getreten sind.* Die aus diesem früheren Prothorax-Stigma stammenden Aeste sind eingegangen, und ihr Gebiet ist von den Aesten, welche aus dem Mesothoraxstigma stammen und mithin als Fortsetzung des Hauptstammes gelten, übernommen.

Bei den Neuropteren, die einen ähnlichen Queerbalken besitzen sollen, habe ich das Organ noch nicht untersucht, vermuthe aber, dass kein wesentlicher Unterschied vorhanden ist. Wahrscheinlich ist der Queerbalken bei den typischen Orthopteren von Anfang an hohl, obgleich nicht tracheenartig. Dass aber nach Leuckart ein ähnlicher Balken im Halse auch bei den Lepidopteren existirt, ist schwieriger zu erklären; denn diese haben bekanntlich als Larven offene Prothoracalstigmen. Sollte aber, wie ich vermuthe, Leuckarts Angabe nur die *Imagines* der Lepidopteren betreffen, so liesse sich in deren Queerbalken eben der Rest der verschwundenen *prothoracalen Stigmenäste der Larven* erkennen.— Diese Deutungen sind aber nur als Fragen aufgestellt, wel-

che durch eingehende Untersuchungen noch zu beantworten sind. Speciell dürfte die Deutung durch die ontogenetische Entwickelung des Queerbalkens erläutert werden.

Wie auch die Beantwortung dieser Fragen ausfallen mag, so besteht doch unwidersprechlich die Nothwendigkeit anzunehmen, dass *dem Prothorax ebenso wie den nächst folgenden Segmenten typisch ein Stigmenpaar zukommt,* welches sich aber nur bei einigen Larven und bei keiner Imago *als solches* vorfindet. Denn es existirt nur in Folge compensatorischer Function, wenn das nächste Paar geschlossen ist. *Trotzdem die gegenwärtig existirenden Insekten nie eine höhere Anzahl als zehn Paare Stigmen gleichzeitig besitzen, haben ihre Vorfahren (wenigstens) eilf Paare besessen* [1]).

Wenn holopneustische Larven hemimetabolischer Insekten, z. B. die der Orthopteren, durch Accommodation an das Wasserleben apneustisch geworden sind, so liegt die Möglichkeit vor, dass *auch hemipneustische Larven in ähnlicher Weise einer vollständigen Anpassung an das Wasserleben unterliegen können.* Es liegt auf der Hand, dass der Formentypus des Tracheensystems dann in ähnlicher Weise umgestaltet wird und *gleichfalls in den apneustischen übergeht.* In der That existiren apneustische Larven auch holometabolischer Insekten (Cap. IV, V). Nimmt man nun das erlangte Resultat an, dass die höhere Metamorphose bei den peripneustischen Insektenlarven ihre Thoracalstigmen verschlossen hat, so ist man vollkommen berechtigt anzunehmen, dass dies auch bei den nächst verwandten apneustischen holometabolischen Insekten der Fall ist. Diese Annahme findet dadurch ihre Bestätigung, dass

---

[1]) Packard (On the Distr. and primitive Number of Spiracles in Insects; Amer. Nat. VIII, S. 531—534; vergl. The zool. Records 1874, S. 241) sagt gleichfalls, dass die Stigmen ursprünglich zu eilf Paaren vorhanden gewesen müssen; er stützt sich aber dabei auf Meinerts (wie ich unten nachweisen werde unrichtige) Angabe, dass *Campodea* drei Paare *Thoracal*-Stigmen besitzt. — Vergleiche die weiterhin mitgetheilten Angaben über die Anzahl der Stigmenpaare.

unter den genannten Insekten Gattungen vorkommen (*Sialis*, *Microgaster*, *Anomalon*), wo die Individuen sich auf dem Trocknen verpuppen und in der That als Puppen verschlossene Thoracalstigmen tragen, d. h. wo aus der apneustischen Larve eine *peripneustische*, *aber keine amphi- oder holopneustische Puppe* hervorgeht. Ferner ist die Mehrzahl der Verwandten dieser apneustischen Larven und die der *Nymphula*, *Acentropus* und *Gyrinus*, wenn sie von Anfang an auf dem Trocknen leben (*Hemerobiidae*, *Ichneumonidae*, *Lepidoptera*, *Coleoptera*), in der Regel *nicht holopneustisch* wie die entsprechenden Orthopteren, *sonders gleichfalls peripneustisch*.

Auf dieselbe Weise lässt sich ferner folgern, dass auch diejenigen hemipneustischen Formen des Tracheensystems, welche nur ein oder zwei polare offene Stigmenpaare besitzen (die meta-, pro- und amphi-pneustischen Formentypen) durch eine ähnliche, aber *unvollständige Anpassung nicht aus dem holopneustischen sondern aus dem peripneustischen Formentypus entstanden sind.* Denn auch diese werden, wenn sie schon als Puppen auf das Land sich begeben, in der Regel peripneustisch und die nächst verwandten, landbewohnenden Larven (z. B. in der Familie *Stratiomyidae*) besitzen gleichfalls nur ausnahmsweise offene Thoracalstigmen.—

Sind wir nach den S. 93—97 angegebenen Gründen zu der Schlussfolgerung gelangt, dass die Differenzirung der Larvengestalt eine Verschliessung der Stigmen an gewissen, vor allem an den flügeltragenden, Segmenten hervorruft, so wäre folgerichtig zu vermuthen, dass die beiden genannten Stigmenpaare bei *allen* differenzirteren Larven geschlossen wären. Dies ist aber in der That nicht der Fall; *die Aculeaten* [1]) *haben acephale madenförmige Larven, welche zehn Paare Stigmen besitzen, die von Anfang an offen sind* und auch bei der Imago persistiren (3+7). Es liegt keine Indication vor anzunehmen, dass diese Larven, die doch zu den

[1]) Bei *Polistes* und *Odynerus* nach Audouin, bei *Vespa* nach Grube, bei *Apis* nach Bütschli, bei *Formica* und den Aculeaten überhaupt nach Reinhard.

differenzirtesten gehören, direct von ihren campodeenähnlichen holopneustischen Vorfahren offene Stigmen geerbt hätten. Vielmehr lässt sich annehmen, dass *die Thoracalstigmen auch dieser Insekten früher geschlossen, und die Larven also peripneustisch waren,* dass sich *aber die Stigmen bereits bei der Larve wieder geöffnet haben, und nunmehr offen sogar angelegt werden.* Aus welchen Ursachen dies geschehen sein mag, ist schwer zu bestimmen. Im Anschluss an die oben gegebene Ansicht über die Causalmomente der Verschliessung dieser Stigmen dürfte folgende Erklärung nicht unwahrscheinlich sein. Bei der morphogenetischen Umgestaltung dieser Insektengruppe sind einerseits alle einzelne Körperringe der Imago für ihre Zwecke so sehr umgestaltet, und anderseits die der acephalen Larven von Anfang an so gleichartig geworden, dass der Unterschied zwischen einem Körperringe im Stadium der Larve und dem entsprechenden bei der Imago für *alle* Segmente ein bedeutender wird; die Differenz der Thoracalsegmente kann nunmehr nicht als eine viel grössere, als die der Abdominalen, angesehen werden. Da aber gerade ein solcher Unterschied die Verschliessung der resp. Stigmen bei den peripneustischen Larven bedingte (S. 97), fehlt für die Stigmen der jetzt besprochenen Larven der Grund, auf dem Standpunkt einer relativ gehemmten Entwickelung stehen zu bleiben, und es entfalten sich sämmtliche Stigmen von Anfang an. *Die Larven der Aculeaten sind also früher (wahrscheinlich) peripneustisch gewesen, nunmehr aber wieder holopneustisch geworden.*

Es leuchtet ein, dass wenn die offenen Stigmenäste in der (S. 100) angegebenen Weise gänzlich verloren gehen, sie zuerst strangförmig werden. Ich finde keinen Grund, dass sie nicht als solche, wenigstens in einzelnen Fällen, bei der Imago persistiren können [1]). Anderseits leuchtet es auch ein,

---

[1]) H. Landois und Thelen (Der Tracheenverschluss bei den Insekten; Zeitschr. f. wiss. Zool. XVII S. 206) versichern, dass *Cossus ligniperda* im dritten und vierten Körperringe verkümmerte Stigmenäste ohne eine wirkliche Oeffnung und nur mit Resten eines Verschlussapparates besitzen. — Wahrscheinlich sind solche bei vielen Insekten zu finden.

dass die von Anfang an *unentfalteten, strangförmig verbliebenen* Stigmenäste ganz wie die, welche anfangs offen waren, aber dann *strangförmig geworden* sind, gleichfalls in der Mitte ihre Continuität gänzlich verlieren und also verschwinden können. Dieser Umstand macht es schwierig in einzelnen Fällen zu entscheiden, wie ein strangförmiger Ast bei einer Imago zu beurtheilen ist. Trotz dieser Schwierigkeit sind wir jedoch genöthigt principiell einen Unterschied zwischen den beiden Formen zu machen, und zwar weil ihre Morphogenese eine verschiedene ist. Die eine Form von Verschlossenheit ist das Resultat eines *Hemmungsprocesses*, auf dessen Existenz wir deswegen genöthigt sind zu schliessen, weil in den unzweifelhaften Fällen das Causalmoment (das flüssige Medium) sichtbar ist, und seine Wirkung (die Stränge) uns vorliegt. Die andere Art Verschlossenheit resultirt aus einer sichtlichen Verengerung und schliesslichen *Zerstörung* des Stigmenastes. Die gehemmten Stigmenäste sind *unentfaltete* aber *werdende, potentielle Stigmenäste*, welche oft nur einen Theil der normalen Functionen eines solchen Astes übernommen haben (die Häutung der Tracheen bei apneustischen Larven). Die anderen sind *gewesene* oder *destruirte Stigmenäste*, also eigentlich *gar keine Aeste* mehr, da sie den morphologischen Charakter und ihre Function wohl gehabt, aber beide gänzlich wieder verloren haben. Die beiden Formen von mangelhaften Stigmen kommen schliesslich auch in verschiedenen Abschnitten des Lebens vor. Hemmungsbildungen sind *der Larve* eigen, und es können *alle* Oeffnungen gleichzeitig verschlossen bleiben; ausnahmsweise können einzelne sogar bei der Imago als solche persistiren. Dagegen sind destruirte Stigmen eigentlich *nur der Imago* (resp. der Puppe) eigen, und bei dieser können *niemals alle* Stigmen aufgegeben sein.

Es ist allerdings keine grosse *anatomische* Differenz zwischen den werdenden und den gewesenen (strangförmigen) Stigmenästen bei verschiedenen Gruppen, sondern vielmehr eine Differenz in der *morphologischen* Deutung dieser Organe. Ich hebe jedoch hervor, dass dieser Unterschied nicht zu

unterschätzen ist, wenn die Stigmen irgend einer Insektengruppe einer gründlichen Prüfung unterzogen werden. Es ist keineswegs genügend einfach nur die *Anzahl* und die oft ganz unwesentliche *äussere Form* der bei oberflächlicher Untersuchung sichtbaren Stigmen mitzutheilen. Es ist sogar nicht genügend alle versteckten, aber offenen, functionellen Stigmen anzugeben. Auch ihre *Lage* an den resp. Segmenten muss berücksichtigt werden; und ferner sind die *blinden Stigmen* sorgfältig zu untersuchen. Bei den letzteren ist äusserlich gar kein Unterschied zwischen einem werdenden und einem eingegangenen Stigma vorhanden. Es ist nur die mit zuverlässigen Methoden vorgenommene anatomische Dissection *während successiver Entwickelungsstadien*, welche die Thatsachen feststellen kann. Und nur die kritische Prüfung dieser Thatsachen kann den morphologischen Werth der gefundenen Organe feststellen und den Formentypus bestimmen, welchem die einzelnen Fälle zuzuzählen sind.

Wie die vorher mitgetheilte Untersuchung ergeben hat setzt bei den hemimetabolischen Insekten der apneustische Formentypus (S. 72), und bei den holometabolischen der peripneustische Typus (S. 95—99) den *holopneustischen* Urtypus morphogenetisch voraus; und in derselben Weise gehen bei den holometabolischen Insekten die meta-, pro-, amphi- und apneustischen Formentypen aus dem peripneustischen Typus hervor. Unter diesen Formentypen sind die Derivirten durch das Vorhandensein der strangförmigen Stigmenäste charakterisirt. Aber die morphogenetischen Causalmomente dieser Stränge können nicht nur bei verschiedenen Gruppen, sondern auch in verschiedenen Segmenten eines und desselben Individuums verschieden sein. Während nämlich die Stigmen der apneustischen Larven hemimetabolischer Insekten *(Orthopt. amphibiotica) nur* in Folge der *Accommodation* (S. 74) des Thieres an äussere Lebensbedingungen geschlossen wurden, liegen für das Verschlossensein der Larvenstigmen der holometabolischen Insekten (excl. der peripneustischen) *zwei combinirte Causalmomente* vor:

zuerst sind einige in Folge der höheren *Differenzirung* (S. 96) des Körpers, und *später* andere in Folge der *Accommodation* (S. 105, 106) desselben an äussere Umstände unentfaltet geblieben. Es gehören also zum apneustischen Formentypus Einzelformen, welche eine verschiedene Morphogenese haben.

Wie ich es (S. 107) als wahrscheinlich angegeben habe, ist die holopneustische Form des Tracheensystems der Aculeatenlarven nicht aus derjenigen der campodeenähnlichen Larven, sondern aus dem peripneustischen Formentypus hervorgegangen. Es umfasst also auch der holopneustische Formentypus Einzelformen, die morphogenetisch mit einander nicht übereinstimmen.

Die descriptive Anatomie kann durch blosse Untersuchung der übereinstimmenden Endresultate der Morphogenese — der offenen Stigmenäste und der aus denselben entstandenen Stränge — nicht einmal einen morphographischen Unterschied zwischen den einzelnen Stigmensträngen finden. So lange es sich in unserer vergleichenden Untersuchung nur darum handelte, auf Grund der beobachteten Thatsachen zu bestimmen, *ob die geschlossene* Form des Tracheensystems überhaupt aus der *offenen* abzuleiten ist, oder ob umgekehrt, konnte daher das Tracheensystem verschiedener Gruppen alle auf einmal berücksichtigt und beurtheilt werden. Die Formen der Organsysteme wurden deshalb, aber nur vorläufig, auch als morphologisch mit einander gleichwerthig, und also die resp. Formentypen des Tracheensystems als homogen betrachtet.

Haben aber die Einzelformen eines und desselben Formentypus des Tracheensystems eine *verschiedenartige Morphogenese*, und ist dazu noch *derselbe Causalmoment* (die Anpassung ans Wasserleben) zu *verschiedenen Zeiten thätig* gewesen, so muss bestimmt werden *welche* Stigmen zu der einen, *welche* zu der anderen Zeit unentfaltet geblieben sind. Die vorhergehende Untersuchung zeigt, dass in der That *die Formen des Tracheensystems bei verschiedenen Insektengruppen, wenn sie auch ähnlich sind, nicht immer in*

gleicher Weise oder gleichzeitig morphogenetisch entstanden sind, sondern dass die Formentypen des Organs also **polyphyletisch** *sind. Die Homologie der Einzelformen dieses Organs eines und desselben Typus erweist sich also nur als eine* **Homomorphie** *(heterophyletische Isomorphie) nicht als eine* **Homophylie** [1]) *(homophyletische Isomorphie).*

Die Systematik der Organismen muss so lange eine willkürliche, artificielle, wenn auch praktisch die Kenntniss erleichternde, verbleiben, als man den Charakter der Gruppen auf jeden beliebigen, wenn nur distincten Formenunterschied gründet. Die wissenschaftliche, natürliche, Systematik dagegen, welche zur Erkenntniss der Organismen strebt und mit der genetischen Verwandtschaft der Gruppen zusammenfällt, lässt sich nur durch die Bestimmung des relativen Werthes der Charaktere, nach der Genese der betreffenden einzelnen Organe, aufbauen. Es dürfte also nicht überflüssig sein hier hervorzuheben, dass, *bei der Beurtheilung der systematischen Verwandtschaft der Insekten, der Formentypus des Tracheensystems an und für sich nur in sehr beschränktem Grade massgebend ist* [2]).

Die ursprüngliche Form des Tracheensystems mit eilf Paaren offener Stigmen erleidet also vielfache Veränderungen: durch *gehemmte Entwickelung* aller (S. 77) oder einzelner (S. 96) Stigmenäste, durch partielle *Persistenz* (S. 91) derselben, durch *Verschliessung* (S. 108) offener Aeste und *Verschwinden* (S. 100) der strangförmigen, und schliesslich in Folge der *Wiederöffnung* (S. 107) unentfalteter Stigmen-

---

[1]) „Homophylie nenne ich die wirklich phylogenetisch begründete Homologie, im Gegensatze zu Homomorphie, welcher die genealogische Begründung fehlt.“ Haeckel, Monographie der Kalkschwämme, Bd. I, S. 462; vergl. auch Haeckel, Studien zur Gastræa-theorie III (Biologische Studien Hft 2, 1877, S. 266; Jen. Zeitschr. 1877, 1, S. 94).

[2]) Marno (Die Typen der Dipterenlarven als Stützen des neuen Dipterensystemes; Verh. d. zool.-bot. Ges. in Wien, 1869, S. 322, Note 2) hebt ebenfalls hervor, dass die Anordnung der Stigmen ein sehr untergeordnetes Merkmal für die Verwandtschaft liefert.

äste schon bei der Larve; — und zwar kann alles dies an verschiedenen der eilf stigmentragenden Rumpfsegmenten stattfinden. Auf dieser Weise combiniren sich so viele *einzelne Formen des Organsystems*, dass es unmöglich wird diese hier aufzuzählen. Es liegt auch nicht im Plane dieses Abschnittes meiner Arbeit eine Anzahl solcher Einzelformen zu verzeichnen, sondern nur die allgemeine Richtung der morphologischen Deutung solcher Formen anzugeben, um eine Uebersicht der Morphologie des Tracheensystems zu erhalten.

Es ist einleuchtend, dass in der Untersuchung dieser Fragen grosse Lücken bleiben, da die Beobachtungen früher nicht planmässig gesammelt sind und noch so spärlich vorliegen. Um so weniger darf man also verlangen, dass schon jetzt die *Ursachen* selbst, welche bei der Verschliessung einzelner Stigmen thätig gewesen sind, in concreten Fällen stricte aufgewiesen werden. Mein Versuch, die in den ersten Abschnitten mitgetheilten Beobachtungen zu Schlussfolgerungen zu verwerthen, dürfte also erst dann als ein verfehlter angesehen werden, wenn nachgewiesen wird, entweder dass die Thatsachen in wesentlichem Grade unrichtig sind, oder dass die Schlussfolgerung selbst nicht stichhaltig ist. Um die Resultate einer wissenschaftlichen Prüfung zugänglicher zu machen, will ich sie in kurzen, organisch in einander greifenden Sätze formuliren, welche sich auf die eingehende, oben gegebene, Discussion beziehen.

1. Bei den ursprünglichen Insekten war der Larvenkörper campodeenähnlich, die Metamorphose hemimetabolisch und das Tracheensystem in allen Lebensstadien ganz offen, *holopneustisch.*

2. Die Stigmen waren wenigstens zu eilf Paaren vorhanden; bei der Differenzirung wurde nachher das Stigmenpaar des ersten Rumpfsegmentes verschlossen; die typischen Gruppen der gegenwärtig existirenden hemimetabolischen Insekten besitzen mithin zehn Paare offene Stigmen.

3. Diese Form des Tracheensystems konnte sich dem Leben der Larve im Wasser vollständig anpassen und

eine geschlossene, *apneustische* Form entstehen lassen: *Orthoptera amphibiotica.*

4. Diese apneustischen Larven liefern bei der Metamorphose

a) durch totale Oeffnung des Systemes holopneustische Imagines: *Ephemera.*

b) durch partielle Oeffnung *hemipneustische* Imagines: *Polymitarcys.*

5. Eine unvollständige Anpassung an das Wasserleben ist bei den hemimetabolischen Insekten (Hemiptera?) vielleicht möglich, muss aber eingehend noch beobachtet werden.

6. Die Metamorphose wurde vollständig, holometabolisch, indem zwischen dem campodeenähnlichen Larvenstadium und der Imago das Stadium einer ruhenden Puppe eingeschoben wurde, während die Gestalt der Larve entweder fast dieselbe verblieb, oder auf kürzere Zeit oder auch gänzlich in die Raupen- oder Madenform überging.

7. Bei dieser Metamorphose unterlag der ganze Körper einer durchgreifenden Differenzirung, in Folge welcher einzelne Stigmen unentfaltet blieben; die *hemipneustischen* Formen konnten bei verschiedener Körpergestalt der Larve entstehen.

8. Vor allem wurden die Thoracalstigmen der Larve verschlossen, und die Form des Tracheensystems *peripneustisch.*

9. Ausnahmsweise verblieben jedoch einzelne Arten als campodeenähnliche Larven holopneustisch (unbestimmt ob auch im ersten Lebensstadium): *Lycus, Sirex.*

10. Bei anderen wurde die peripneustische Form bei der Larve dauernd, und die Imago holopneustisch mit zehn Stigmenpaaren: zahlreiche *Coleopteren, Enoicyla* (Trich.), die allermeisten *Planipennia* und *Lepidoptera,* die *Tenthrediniden* u. a.

11. Erleidet die sub 8 erwähnte Form eine vollständige Anpassung an das Wasserleben, so entstehen apneustische Larven: bei *Elmis* vorübergehend; sie werden bald holopneustisch und liefern holopneustische Imagines.

12. Erleidet die sub 8 erwähnte Form dauernd eine totale Verschliessung der Stigmen, so wird sie apneustisch

a) während der Larvenzeit, aber bei der Puppe peri- und bei der Imago holopneustisch: *Sialis*;

b) während des Larven- und Puppenlebens, aber bei der Imago holopneustisch: *Trichoptera* (excl. *Enoicyla*).

13. Erleiden die sub 8 erwähnten peripneustischen Larven eine partielle Verschliessung der Stigmen, so entstehen

a) *metapneustische* Formen, welche nur das aboralste Stigmenpaar offen haben: *Helodes, Cyphon, Hydrophilus, Dytiscus* u. a.;

b) *amphipneustische* Formen, welche die beiden extremsten Stigmenpaare offen haben: *Psephenus;* — beide Formen liefern holopneustische Imagines, aber mit mässiger Anzahl (9) Stigmenpaare.

14. Geht die Körpergestalt der Larve durch die sub 6 erwähnte Transformation in die eucephale, hemicephale oder sogar die acephale Madenform über, so kann die peripneustische Form des Tracheensystems

a) persistiren (es bleibt unbestimmt ob nicht bei einigen diese Form von den folgenden wieder hergestellt ist): *Mycetophila, Cecidomyia, Stratiomys* p. pt., *Pimpla, Microgaster, Ichneumonidae;*

b) durch Anpassung verändert werden.

15. Wird diese Anpassung vollständig, so geht eine apneustische Form, mit holopneustischer Imago hervor: *Corethra, Microgaster* (anfangs), *Anomalon.*

16. Wird diese Anpassung nur eine unvollständige, so können verschiedene Stigmenpaare offen bleiben, wie

a) ein aborales Paar, metapneustische Form: *Culex, Ctenophora, Tipula, Eristalis, Stratiomys* p. pt., mehrere hemicephale *Dipteren*-larven, *Conopidae, Ocyptera*;

b) das oralste (prothoracale) Paar, propneustische Form (wenn eine solche nachgewiesen wird);

c) die beiden extremsten Paare gleichzeitig bei der Larve, amphipneustische Form: *Oestridae, Asilici*;

d) das oralste und mehrere aborale Paare gleichzeitig i der Larve, ebenfalls amphipneustische Form: *Muscariae, rcophagariae.*

17. Die amphipneustische Form sub 16 c) kann sich auch i Arten, die in der Luft leben, behalten: *Syrphus.*

18. Die Larvenstigmen sub 16, 17 gehen bei der Me-norphose gänzlich zu Grunde, während die unentfalteten gmen sich öffnen; die Imago wird (wie sub 13) holopneu-sch mit reducirter Anzahl (6—9) Stigmenpaare.

19. Ausser den sub 14 erwähnten typischen Formen d bei madenförmigen Larven noch Mischformen möglich, B.:

a) peripneustische mit geschlossenen aboralen Stigmen: *'lax, Rhodites*;

b) peripneustische mit noch mehr Hinterleibsstigmen ;chlossen: *Cynipidae.*

20. Wie sub 13 und 18 schliessen sich bei der Meta-›rphose die Larvenstigmen dieser Formen und öffnen sich › der Imago, welche holopneustisch wird, aber mit sehr lucirter Anzahl (3+1) Stigmenpaare, pseudo-amphi-eustische Form.

21. Wenn bei peripneustischen Maden, welche den sub a) erwähnten am nächsten stehen, die Thoracalstigmen ht mehr unentfaltet bleiben wohl aber das aboralste Stig-mpaar, so entsteht eine hemipneustische Form mit nur ei-m Paare geschlossener Stigmen.

22. Diese Form erleidet bei der Metamorphose dieselbe ngestaltung wie sub 13, 18 und 20; und es entstehen ähn-he pseudo-amphipneustische Imagines, wie sub 20: *Ptero-lini.*

23. Oeffnen sich aber bei peripneustischen Maden der-ben Tracheenform, wie sub 14 a), die Thoracalstigmen ›der, so wird die Larve holopneustisch mit 10 Stigmen-ıren, und diese liefert holopneustische Imagines mit eben vielen Stigmen: *Apis.*

24. Die verschiedene Körpergestalt der Larve (1, 6)

ist bei der phylogenetischen Ableitung der Insektengruppen von sehr wesentlicher Natur.

25. Dagegen sind die verschiedenen Formentypen des Tracheensystems — die holo-, meta-, pro-, amphi- und apneustische der Larve und die entsprechenden bei der Imago — für die Verwandtschaft der Gruppen nicht maassgebend, sondern polyphyletisch.

Bisher habe ich bei der Ableitung der verschiedenen Tracheenformen vorwiegend *die Stigmen* berücksichtigt. Aus dem Dargelegten geht aber als Corollarium auch die Erklärung der Art und Weise hervor, *in welcher die* **Tracheenstämme** *selbst aufzufassen sind.*

Bei jeder apneustischen Insektenlarve besteht das Tracheensystem aus *zwei Längsstämmen* (bisweilen mit mehreren secundären) mit ihren für jedes Segment wiederholten Verästelungen, und es kommen an den cylindrischen Röhren überhaupt wenige oder keine Erweiterungen vor. Bei den hemi- und holopneustischen Larven dagegen treten die Längsstämme immer mehr in den Hintergrund, je nachdem die offenen Stigmenäste sich entfalten. Bei den typischen Orthopteren schliesslich, welche uns in allen Lebensaltern den einfachsten Grundtypus des Organsystems (den holopneustischen) zeigen, ist dagegen die Verzweigung und das Anastomosiren der Tracheenröhren sowie die Blasenbildung bis zu einer Höhe getrieben, welche kaum in irgend einer anderen Ordnung erreicht wird. Sieht man aber von dieser Vervollkommnung ab, da sie als eine selbstständig in der Gruppe erworbene betrachtet werden muss, und da sie den holopneustischen Formentypus als solchen nicht beeinträchtigt, so wird diese, wie schon oben angegeben, in allen Lebensstadien durch zehn, früher eilf, Paare offene Stigmen charakterisirt, von welchen Aeste ausgehen, *die mit einander Längsanastomosen bilden.* Diese Längsanastomosen können ungleich stark entfaltet und sogar sehr untergeordnet sein. Vergleicht

man diese Anordnung der Tracheenverzweigungen bei der älteren Form mit derjenigen der secundären, apneustischen, so stellt sich heraus, dass *in Folge der Nicht-Entfaltung der Stigmenäste und der gleichzeitig überhand nehmenden Entfaltung der Längsanastomosen die beiden Tracheen-Längsstämme secundär entstanden sind.*

Die bereits dargelegte polyphyletische Genese der nur homomorphen apneustischen Formen des Tracheensystems ergiebt ohne weitere Beweise die consequente Folgerung, dass *die beiden Längsstämme der Insekten nicht morphogenetisch identische* d. h. *homophyletische Gebilde sind,* sondern dass sie durch *Anpassung* an ähnliche Bedingungen entstanden sind.

VIII. Das offene Tracheensystem.

Die bereits in der Einleitung erwähnte Ansicht, dass die *geschlossene* Form des Luftröhrensystems (aus Gründen die ich weiter unten noch besprechen werde) die ursprüngliche ist, führte folgerichtig zur Annahme, dass die Träger dieses Systemes das richtige Untersuchungsobject für die Fragen sind: wie sind die Stigmen entstanden? — und welche phyletische Vorgänger hat das Tracheensystem selbst gehabt? Die Stigmen sollten sich nach dieser Ansicht vermittelst der Tracheenkiemen gebildet haben; und die zwei Längsstämme aus zwei in der Längsrichtung des Körpers gelegenen, nicht näher bestimmten, inneren Organen entstanden sein. Beide diese Corollarien fallen, da ihre Voraussetzung sich als nicht stichhaltig erwiesen hat. Die apneustischen Larven und die Längsstämme sind die *Endresultate,* nicht der *Ausgangspunkt* des Differenzirungsvorganges und sie liefern für die Beantwortung der aufgestellten Fragen keine Basis; vielmehr sind wir auf die Tracheaten mit **offenem Tracheensystem** angewiesen.

Da die Untersuchung ergeben hat, dass die Längsstämme des Tracheensystems bei den Insektenlarven durch

die secundäre Entfaltung der anfangs unbedeutenden Längsanastomosen entstanden sind, welche die Aeste der hinter einander stehenden Stigmen verbinden, und diese Anastomosen in der verschiedensten Weise entfaltet sein können, so erlaubt dieser Differenzirungsvorgang die Frage: *hat die einfachste Form des Tracheensystems dieser Anastomose gänzlich entbehrt?* und *ist das Organsystem ursprünglich aus einer Anzahl selbstständiger Röhrenbüschel zusammengesetzt,* von denen jedes für sich an seinem Metamere in ein Stigma mündet? — Wir wollen untersuchen ob und in wie weit eine solche Form des Organs überhaupt anzutreffen ist.

Bei den **Insekten**-Ordnungen, welche bisher besprochen sind, hat meines Wissens durchgängig die Regel Geltung, dass *Anastomosen vorhanden sind.* Diesen übereinstimmenden Charakter darf man jedoch nicht von einem ähnlichen bei den gemeinschaftlichen Vorfahren ableiten; denn ganz wie es für die übrigen Formen des Tracheensystemes möglich war, können auch diese Verbindungsäste polyphyletisch d. h. selbstständig innerhalb jeder Gruppe entstanden sein, wenn Büschel vorhanden sind.

Ueber das Tracheensystem der **Poduriden** geben Lubbock [1]) und Tullberg [2]) Aufschluss. Nachdem sich Nicolets Angabe über das Vorhandensein von zwei starken lateralen Längsstämmen und von acht Stigmenpaaren am Hinterleibe nicht bestätigt hat, fand Lubbock nur bei *Sminthurus* zwei Tracheenbüschel, welche mit zwei Stigmen an der unteren Seite des Kopfes unterhalb der Antennen mündeten. Olfers dagegen fand bei Arten von *Sminthurus, Tomocerus* nnd *Orchesella* die zwei einzigen Stigmen hinter dem Wurzelgliede des ersten Beinpaares gelegen, welche Beobachtung Lubbock jedoch nicht bestätigen konnte. Tull-

---

[1]) Lubbock, Notes on Thysanura; Trans. Linn. Soc., 1871, XXVII p. 287.

[2]) Tullberg, Sveriges Podurider; kongl. svenska vetensk. akad. handl., 1872 S. 24.

berg schliesslich hat ebenfalls nur bei *Sminthurus* Tracheen gefunden, und verlegt die zwei einzigen Stigmen an die Grenze zwischen Prothorax und Kopf. Nach der Abbildung Tullbergs (Taf. II, Fig. 14, 15) hat seine Behauptung die grösste Wahrscheinlichkeit, denn nach dieser Lage dürfte dieses Stigmenpaar dem prothoracalen der Insektenlarven entsprechen [1]).

Die Widersprüche unter den Autoren, und die Behauptungen, dass den Poduriden Tracheen gänzlich (mit der erwähnten Ausnahme) mangelten, geben folgender Vermuthung Raum. Hat die Erfahrung bei den vorher behandelten Insekten ergeben, dass Tracheenäste, welche keine Luft enthalten, nicht leicht erkannt werden, trotzdem sie als Stränge vorhanden sind, so muss es immer noch einer erneuerten Untersuchung vorbehalten werden zu entscheiden, ob nicht auch bei den *Poduriden* ähnliche Zellenstränge vorkommen, welche morphologisch aber nicht physiologisch Tracheenäste sind. Ich halte dieses für wahrscheinlicher, als dass Tracheen gänzlich fehlen. Ergiebt sich aber, dass dies nicht der Fall ist, so scheint es mir doch nicht annehmbar, dass diese Insektengruppe nie Tracheen gehabt hat, sondern schliesse ich mich auch dann Mayers [2]) Ansicht an, dass die Poduriden *(Collembola)* aus Formen abzuleiten sind, welche Tracheen trugen, diese aber verloren haben. — Da *Sminthurus* nur ein Paar Stigmen trägt (und wenn strangartige Stigmenäste nicht aufgefunden werden) müssen die Tracheenäste dieser Gattung schon deswegen *büschelförmig* auftreten und es können keine aus Anastomosen entstandene Längsstämme vorhanden sein.

Höher ist das Tracheensystem bei den **Thysanuren** (*Campodeidae* und *Lepismidae*) entfaltet, welche Gruppe Lubbock als eine selbstständige Ordnung betrachtet. Allerdings

---

[1]) Mit Hinweisung auf die citirte Fig. 14 Tullbergs finde ich meine oben (S. 103—104) gegebene Deutung des Queerbalkens im Halse der Orthopteren sehr annehmbar.

[2]) Paul Mayer, Ontogenie und Phylogenie der Insekten; Jenaische Zeitschrift, X, 1875, S. 216.

hat man anfangs auch bei diesen Thieren das Organsystem gänzlich vermisst (Guerin); es wurden aber späterhin Tracheen erst für *Lepisma* von Burmeister und dann für *Machilis* durch v. Siebold nachgewiesen. Aber merkwürdigerweise wurden diese bei den *Lepismidae* gefundenen Tracheenbüschel unrichtig als mit einander *nicht* anastomosirend beschrieben [1]). Ich finde jedoch, nach eigener Untersuchung der Gattungen *Lepisma, Lepismina* und *Machilis* [2]), das Tracheensystem ganz so eingerichtet, wie es für die holopneustischen Insekten typisch ist. Auf dem Brustkasten befinden sich zwei Stigmenpaare, am Vorderrande der Meso- und Metathorax, und auf dem 10-gliedrigen Hinterleibe liegt je ein Paar an den acht ersten Ringen. Alle diese habe ich durch die Exuvien ebenfalls constatirt; denn wie gewöhnlich bleiben die Verästelungen der Tracheenintima in diesen hängen. Gleich an der Wurzel theilen sich die Stigmenäste in einen dorsalen und einen ventralen Ast, von welchen der letztere gleich an seiner Wurzel einen Ast abgiebt, der mit dem entsprechenden in den Nachbarsegmenten ganz *deutliche Längsanastomosen* bildet.

Die Familie der *Campodeidae* verdient eine besondere Aufmerksamkeit. Ueber die Stigmen der Gattung *Nicoletia* finde ich keine Angaben. Die Gattung *Japyx*, welche ich selbst nicht untersucht habe, besitzt zehn Stigmenpaare, welche nach Meinert [3]) auf den *zehn ersten* Ringen gelegen sind. Gegen diese Angabe lässt sich doch dieselbe Bemerkung machen, wie oben (S. 32—33) bei den Perliden, nämlich dass man die Stigmen nothwendig als den Ringen (II—XI)

[1]) v. Siebold, Lehrbuch d. vergl. Anat. der wirbellosen Thiere, Berlin 1848, S. 620.

[2]) *Lepisma saccharina* Linn., *Lepismina formicaria* von Heyd., *Machilis cylindrica* Geoff. *(annulicornis* Burm.*)* und *M. polypoda* Linn. sowie auch *Campodea fragilis* Meinert — habe ich im Sommer 1876 in den nächsten Umgebungen Heidelbergs gefangen.

[3]) Meinert, On the *Campodea*, a Family of Thysanura; aus der Naturhistorisk Tidsskrift, 3 Række, III, 1865, S. 400 in Ann. and Mag. of Nat. Hist., XX, 1867, S. 371. — Vergl. auch Lubbock, Monograph of the *Collembola* and *Thysanura*, London 1873.

angehörig betrachten muss, an oder innerhalb deren Vorderrande sie gelegen sind. Es fehlt noch jede Angabe über die Vertheilung der Tracheenäste im Körper. Für *Campodea* dagegen giebt Meinert nur drei Stigmenpaare an, von welchen jedes seinem Thoracalringe angehören soll. Das dritte Paar, meint derselbe Autor, gehört „unquestionably" dem Metathorax allein an; denn wenn der Hinterleib (wie bei *Japyx*) mit Stigmen versehen ist, hat sein erster Ring (segmentum mediale), wie die übrigen, sein eigenes Paar, unabhängig von dem des Metathorax. Wie Meinert sagt dürfte diese Lage der Stigmen unter den Insekten bei keiner anderen Art bekannt sein, und auch meines Wissens wäre sie das einzige Beispiel, dass offene Stigmen sich am Pro- und Mesothorax gleichzeitig finden.

An derselben Art, *Campodea fragilis* Mein., welche Meinert untersuchte, habe ich eigene Beobachtungen an lebendigen sowie an frischen, in wässerigem Glycerin untersuchten, Exemplaren angestellt, bin aber zu anderen Resultaten gekommen. Es sind allerdings nur drei Stigmenpaare vorhanden; aber das *erste* derselben liegt wie gewöhnlich hinter dem Ansatz des vorderen Beinpaares *innerhalb des Vorderrandes des Mesothorax* (Fig. 24, s^1), etwas mehr sternalwärts als gewöhnlich: das *zweite* liegt in der weichen Haut zwischen Meso- und Metathorax (s^2) und das *dritte* gleichfalls zwischen Metathorax und dem ersten Hinterleibssegmente (s^3) oberhalb der Hintercoxen. Dem ersten Stigmenpaare entspringen die Aeste zum thoracalen Theile des Darms (*ri*), zu den Vorderbeinen (p^1) und dem Kopf (*c*); Durch das zweite werden die mittleren Beine (p^2) versorgt. Vom dritten geht ein Ast zu den Hinterbeinen (p^3), während ein anderer Ast *(ra)* sich unterhalb des ganzen Hinterleibsabschnittes des Darmkanals wenigstens bis in das achte Segment deutlich fortsetzt. Letzterer Ast giebt für jeden Ring einen Zweig *(rv)* ab, welcher vertical aufwärts geht und den Darm umschlingt, ohne dass ich jedoch einen Zusammenhang mit dem Integumente (d. h. verschlossene Stigmenäste) auffinden konnte. Die Lage der Stigmen bei

Campodea stimmt also, wie ich finde, vollständig mit der Lage der drei ersten Stigmen bei den übrigen Thysanuren und bei den holopneustischen Insekten überein; und das dritte Stigmenpaar muss wie oben (S. 32—33) angegeben um so eher dem segmentum mediale zugezählt werden, als dessen Paar auch bei *Japyx* das dritte und nicht, wie Meinert sagt, das vierte Paar ist.

Was ferner die Verzweigung des Tracheensystems bei *Campodea* betrifft, so habe ich mich vergebens bemüht, Anastomosen zwischen den drei Stigmen aufzufinden; jedoch wage ich die Existenz solcher nicht definitiv zu läugnen, denn es ist mir einigemal so vorgekommen, als ob ein sehr feiner Ast des ersten Büschels in einen des zweiten überginge. Wenn sich der Mangel geschlossener Stigmenäste im Hinterleibe bestätigt, so ist der abdominale Trachee *(ra)* kein gewöhnlicher aus Anastomosen entstandener Längstamm, sondern ein grosser Visceralast. Das Tracheensystem der *Campodea* würde mithin aus *drei Paaren selbstständiger Tracheenbüschel* bestehen. Es verdient daher hervorgehoben zu werden, dass gerade dasjenige Insekt, welches nach Brauers Hypothese die urälteste Körpergestalt der Insekten repräsentirt, und nach welchem man diese Gestalt *Campodeen*-ähnlich nennt, dass dieses Thier auch in Bezug auf das sonst so variable Respirationsorgan auf einem primitiven Standpunkt steht. *Campodea* selbst mag in mancher Beziehung sich von dem Urtypus bereits entfernt haben, z. B. durch mangelhafte Entfaltung der Augen und der wahrscheinlich früher vorhandenen Hinterleibsstigmen, aber sicher repräsentirt diese Gattung doch bedeutend exacter die einfachste Form des Tracheensystems, als die mit Längsanastomosen versehene Gattung *Machilis* [1]). —

---

[1]) Paul Mayer (S. 214) meint, dass keine der jetzt lebenden Thysanurengattungen als die älteste bezeichnet werden kann, „am wenigstens aber *Campodea*, zumal sich bei dieser Gattung keine Augen vorfinden.“ Vielmehr dürfte das Urinsekt eine der *Machilis* nahe stehende Form gewesen sein.

Die der Gattung *Campodea* äusserlich ähnliche Larvenform von *Lithobius* giebt Veranlassung, die Aufmerksamkeit zunächst auf die **Myriopoden** zu lenken. Ich habe dieser Thiergruppe nur vorläufig eigene Untersuchungen gewidmet, und werde sie also nur kurz berühren. Die *Chilopoden* besitzen bekanntlich für jedes der zahlreichen Segmente ein Paar offene Stigmen, ausser an den extremsten Ringen; die Mündungen liegen in der weichen Haut zwischen den Metameren, und zwar meistens seitlich. Bei der Familie *Cermatiidae* (Gatt. *Scutigera*) nehmen sie [1]) ausnahmsweise einen sehr eigenthümlichen Platz ein: die meisten Angaben lauten nämlich, dass die acht Tergiten am Hinterrande gerundet und in der Mitte eingekerbt sind, und dass die Stigmen hier an der Spitze der Dorsalplatten [2]) in der Mittellinie des Körpers gelegen sind. In der That sind sie also in der weichen Verbindungshaut dorsalwärts verschoben. — Die Stigmenäste der Chilopoden *anastomosiren mit einander;* entweder bilden sie zwei Längsstämme, oder es vereinigt sich, z. B. bei *Geophilus*, von jedem der vier nächstliegenden Stigmen ein Ast zu einem Kreuzpunkt in der Mittellinie eines jeden Segmentes. Das Tracheensystem zeigt also bei den Chilopoden eine differenzirtere Form als bei *Campodea*.

Anders ist es bei den *Chilongathen*. Auch hier sind die Stigmen an jedem Metamere offen, und in Folge der bedeutenden Entfaltung der Tergiten bei den *Julidae* liegen die Stigmen weit unten an den Wurzeln der Beine. Nach Angabe aller Autoren bilden die Aeste (bei *Julus*) *keine Anastomosen*, sondern selbstständige büschelförmige Verzweigungen. Ich habe selber ebenfalls nur kurze Stigmenäste gefunden, die auf einmal in zahlreiche, nicht mehr verzweigte Aeste zerfallen. Erinnert man sich, das die Lar-

---

[1]) Vergl. Gerstäcker, Handbuch der Zoologie, 1868, II, S. 314.

[2]) Nach der in der vorliegenden Abhandlung S. 33 gegebenen Deutung dürfte es heissen in der Verbindungshaut am *vorderen* Rande der Tergiten.

ven der Myriopoden [1]) anfangs eine beschränkte Anzahl Segmente und nur drei Paare Extremitäten, wie die Insekten, besitzen, und dass ihre Körpergestalt sich der von *Campodea* nähert, so ergiebt sich, dass unter den Myriopoden speciell *die Chilognathen die ursprüngliche Büschelform des Tracheensystems am besten bewahrt haben.*

Schliesslich will ich noch der **Arachnoiden** kurz erwähnen und erwarte von Fachmännern die eingehendere Erörterung. Nach allen Angaben entbehren einige Arachnoiden gänzlich der Tracheen, z. B. die in Eingeweiden schmarotzenden Linguatuliden und der Hautparasit *Sarcoptes.* Wenn die genaue Untersuchung den Mangel der Tracheen auch in Form von luftleeren Zellensträngen bestätigt, so lässt sich aus dem Vorhergehenden schliessen, dass das Organsystem verloren gegangen ist. Bei den im Wasser lebenden Hydrachniden soll ein Paar versteckte Stigmen vorhanden sein; da diese Thiere aber nicht an der Wasseroberfläche Luft holen, schliesse ich, dass ihre Stigmen verschlossen sind, und dass die Haut die Respiration vermittelt. Diese Gruppe ist mithin von den mit zwei offenen Stigmen versehenen Milben abzuleiten [2]); die letztgenannten dagegen stammen von solchen Arachnoiden her, die mit mehreren Paaren Tracheenbüschel ohne Anastomosen ausgestattet sind. Bei den mei-

---

[1]) Vergl. Metschnikoff, Embryologie der doppelfüssigen Myriopoden; Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874, S. 254.

[2]) Packard (The Ancestry of Insects, S. 172; Chapt. XIII von: Our common Insects, Salem 1873) hält eine Milbe, *Leptus,* aus der Familie der *Trombidina* für den Urtypus der aus dem Wasser auf das Land gestiegenen frühesten Insekten. Die Vorläufer der Insekten haben nach ihm ein geschlossenes Tracheensystem gehabt. Ein kleiner Tracheenast soll sich in jedem Segmente rechts und links an der Körperwand anlegen und sich durch einen kleinen Porus öffnen, welcher ein Stigma wird („a minute branch with some minute pore — for such exist, whose usues are as yet unknown, — through the skin"). Dieser „minute branch" ist gerade ein solcher Zellenstrang, welcher vom Stamme Luft erhält, und daher nur scheinbar aus dem Stamme hervorwächst. — Es ist natürlich, dass ich Packards Ansicht über die phyletische Bedeutung von *Leptus* keineswegs beistimmen kann.

sten Spinnen sind jedoch die zahlreichen einzelnen Zweige schon dicht am Stigma stark abgeplattet, und wie die Blätter eines Buches an einander gelegt; in dieser Form bilden sie die als „Tracheenlungen“ bekannten Organe, die also Derivate einfacher büschelförmigen Tracheen sind. Nur bei wenigen Spinnen kommt es zur Anastomosenbildung: die *Solifugae* [1]) besitzen nämlich drei Paar Stigmen, aus deren Aeste zwei Längsstämme entstanden sind, welche denen der Insekten ähnlich sind. —

Diese Erläuterungen, welche für einige Gruppen nur als vorläufige gelten können, sind doch genügend die im Anfange dieses Capitels aufgestellten Fragen zu beantworten. Je mehr wir uns den Insektengruppen näherten, welche die von Brauer gegebene Hypothese schon aus anderen Gründen als Formen bezeichnet hat, die den ursprünglichen Typus der Insekten in vielen Beziehungen am treusten bewahrt haben, je mehr fanden wir die Längsanastomosen der Tracheen reducirt. Wir kamen dann zu den Gruppen der Tracheaten, welche die Hypothese als Formen bezeichnet, die sich schon *vor* dem Zerfall des gemeinschaftlichen Insektenstammes aus dem ursprünglichen Tracheatenstamme abgezweigt haben. Bei diesen Gruppen trafen wir Anordnungen des Luftröhrensystemes, welche für die Urinsekten allerdings angenommen werden müssen, aber den gegenwärtig existirenden Insektenformen doch ganz fremd sind, nämlich *metamerisch geordnete, selbstständige Tracheenbüschel.* Dieser Formentypus des Tracheensystems, welchen wir **büschelförmig** nennen wollen, muss also dem gemeinschaftlichen Tracheatenstamme angehört haben. Sie hat sich vorwiegend bei *einem* Zweige der Tracheaten beibehalten, während sich vorwiegend bei dem *anderen* das aus anastomosirenden Röhren bestehende Netz entfaltete. Beide Formen haben sich, jede in ihrer Richtung, hoch differenzirt; und ein Vergleich zwischen den höchsten Vervollkomnungen derselben ist nicht wohl anzustellen.

---

[1]) Milne Edwards, Phys. et Anat. comp., T. II, 1, S. 149.

Der angestellte Vergleich zwischen den verschiedenen Formen des Tracheensystems bei den Tracheaten hat also herausgestellt, dass *sich das Organsystem phylogenetisch bis zu metamerisch angelegten, nach aussen mündenden, büschelförmigen Luftkanälen verfolgen lässt.* —

Wenn das Tracheensystem also ursprünglich aus einzelnen Büscheln bestand, so dürfte dieses Resultat *mit der* **embryonalen Entwickelung des Luftröhrensystems** *übereinstimmen*; es ist also nöthig die ontogenetischen Thatsachen zu vergleichen. Nach Kowalevskys [1]) Untersuchungen über *Hydrophilus*, Bütschlis [2]) über *Apis* und Hatscheks [3]) über Lepidopteren, entstehen die Stigmenäste bei den metapneustischen Larven in gleicher Weise wie bei den peri- und holopneustischen, nämlich als laterale, taschenförmige Einstülpungen des Ectoderms oder Integumentes an den resp. Metameren. Der innere Theil dieser Taschen erweitert sich T-förmig und ihre Form repräsentirt jetzt die einfache ursprüngliche Form der Tracheenbüschel. Wenn die Schenkel der Nachbartaschen zusammentreffen, verschmelzen sie mit einander; durch ihre Anastomosen entstehen die Anlagen der zwei Längsstämme, welche also secundäre Producte der Einzeltaschen sind.

Die embryonale Entwickelung des Tracheensystems stimmt also mit der auf vergleichend anatomischem Wege erlangten Auffassung des Gegenstandes überein: *die* **Ontogenie** *der Tracheen wird für ihre* **Phylogenie** *ein Criterium, welches die Zuverlässigkeit der erlangten Resultate bestätigt.* —

---

[1]) Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden; Mém. de l'ac. imp. des sc. de S:t Petersbourg VII Sér. Tome XVI N:o 12, S. 40, Taf. VIII Fig. 10, 11.

[2]) Bütschli, Zur Entwickelungsgeschichte der Biene; Zeitschr. f. wiss. Zool., 1870, S. 547, Taf. XXV, XXVI, Fig. 17—21, 25—28, 30.

[3]) Hatschek, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lepidopteren; Jenaische Zeitschr., XI, 1, März 1877.

Was nun die **Anzahl der einfachen Tracheenbüschel** betrifft, so geht aus dem Ermittelten hervor, dass sie für die verschiedenen Tracheatenklassen eine verschiedene ist.

Trotzdem bei den entwickelten *Insekten* oder Larven bisher keine Mündungen des Tracheensystems *am Kopfe* nachgewiesen sind, erscheint es nicht unwahrscheinlich, dass solche jedoch daselbst angelegt sein können. Diese Vermuthung hat sich auch bestätigt, indem in der letzten Zeit Hatschek (op. cit. S. 126, Pl. VIII und IX. Fig. 1, 2, 5, *tr*) nachgewiesen hat, dass *drei Paare Tracheeneinstülpungen an den Kopfsegmenten des Embryos der Raupe* sich bilden und *embryonale Stigmenöffnungen* darstellen; sie verschwinden aber später gänzlich in Folge mangelhafter Weiterentfaltung. Man hat allerdings auch andere Gebilde am Kopfe als homolog mit den Tracheenöffnungen betrachtet; ich werde aber diese erst weiter unten eingehender besprechen.

Wie aus dem Vorhergehenden leicht begreiflich ist die ursprüngliche Anzahl der *Rumpfsegmente* am sichersten nach den campodeenähnlichen Arten zu bestimmen, und bei diesen sind sie zu *dreizehn* [1]) vorhanden. Von diesen besitzt schon

---

[1]) Durch die unrichtige (vergl. oben die Note S. 5) Annahme von eilf Hinterleibssegmenten bei den *Saltatoria, Ephemeridae* und *Libellulidae* wird Paul Mayer (Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insekten; Jenaische Zeitschrift, X, 1875) veranlasst, seinem Repräsentant der Urinsekten, dem *Protentomon, eilf Hinterleibsringe,* also im Ganzen *vierzehn Rumpfsegmente,* zuzuschreiben. Da ferner alle Autoren von *nur zwei* stigmenlosen Segmenten des Hinterleibes (unter *zehn* Ringen im Ganzen) sprechen, subtrahirt Mayer diese beiden von den eilf Ringen und verleiht daher seinem Protentomon (S. 130) *neun Stigmenpaare am Hinterleibe* und *zwei am Thorax,* also im Ganzen *eilf Paare.* Das prothoracale Paar hat er vergessen und spricht es dem Protentomon ab. Dass er sich aber doch bei dieser Berechnung nicht ganz sicher fühlt, geht aus seiner Abbildung des Protentomons (Fig. 1) hervor, welche den im Texte gegebenen Zahlen widerspricht, indem zwar *eilf Hinterleibssegmente* aber an diesen *nur acht Stigmenpaare* gezeichnet sind. Ohne dass der Verfasser es bemerkt hat, wird dieser Widerspruch später „für die Theorie gefährlich“ (vergl. S. 211). Denn indem er S. 218 den noch älteren Vorläufer des Protentomons, das flügellose *Archentomon,* mit den Thysanuren parallelisirt, und in deren Charakteren (speciell in de-

das erste, der Prothorax, typisch *ein* Paar Stigmen, deren Lage und Veränderungen bereits oben (S. 101—104) dargelegt wurden. Jedes der folgenden *zehn* Metamere besitzt in der Regel ein offenes oder wenigstens ein angelegtes Paar Tracheenmündungen. Die zwei letzten (IX, X) Hinterleibsringe dagegen entbehren jeder Spur von Stigmen. Dieser Mangel kann auf dreierlei Weise erklärt werden: *entweder* sind Stigmenäste, die früher hier vorhanden waren, bereits *bei allen* Insekten ebenso aufgegeben, wie die prothoracalen und Kopfstigmen z. B. bei den Aculeaten, und werden nunmehr nicht einmal angelegt; *oder auch* sind bereits die Vorläufer selbst der Tracheenbüschel an diesen Segmenten gänzlich abortirt oder, weil sie in andere Functionen getreten sind unkenntlich geworden [1]), *oder schliesslich* ist es leicht möglich, dass bei den Vorfahren der Insekten an diesen Segmenten Vorläufer nie vorgekommen sind. Wie ich weiterhin angeben werde, liegen nämlich keine triftige Gründe vor, solche auf allen Metameren vorauszusetzen. Besitzen also auch die entfalteten Insekten der Jetztwelt höchstens *zehn*, und viele Larven *eilf* Paare Stigmen (S. 105), so *lässt uns die Ontogenie der Stigmen mit Sicherheit annehmen, dass diese bei den frühesten Repräsentanten des Insektenstammes sogar zu vierzehn Paaren vorhanden waren.*

Es sprechen viele Gründe dafür, dass die hohe und schwankende Anzahl der Metameren bei den *Myriopoden* eine innerhalb der Klasse selbst erworbene Eigenthümlich-

---

nen der *Machilis*) „ein Mittel findet das Archentomon schärfer zu definiren", so hat er vergessen, dass er bereits früher (S. 214) den Thysanuren ganz richtig nur *zehn Hinterleibsringe mit acht Stigmenpaaren* zugeschrieben hat. Mayers Archentomon muss also ein Metamer und ein Paar Stigmen *weniger* besessen haben als sein *Nachfolger*, das Protentomon, was nicht wohl möglich ist. Mayer beseitigt diese Incongruenz der Zahlen durchaus nicht dadurch, dass er einen Mittelweg einschlägt und S. 213 seinem Archentomon, sowie dem noch älteren *Prototrachaeat* dieselben Zahlen zuschreibt wie er *an der Figur* für das Protentomon angegeben hat, nämlich *14 Rumpfsegmente* und *nur 10 Stigmenpaare*. Ich werde weiterhin darlegen, wie lästig dieses für seine Ansichten wird.

[1]) Auf diese Frage komme ich weiterhin zurück.

keit ist, und keine uralte Form abspiegelt. Es ist also nicht wahrscheinlich, dass die 13-gliedrige Form des campodeenähnlichen Urinsektes eine reducirte Myriopodenform ist. Mithin brauchen wir bei den Myriopoden die *Zahl* der Tracheenbüschel *nicht als eine für unsere Frage wesentliche zu betrachten*, sondern nur die Thatsache, dass sich die Büschel metamerisch wiederholen und nach aussen münden. Was die *Arachnoiden* betrifft, so sind noch fernere Untersuchungen nöthig, um die Anzahl der ursprünglichen Tracheenbüschel festzustellen; auf jeden Fall widerspricht das hierüber Bekannte nicht dem, was man aus den vorhergehenden Klassen schliessen kann. Die Anzahl der ursprünglichen Tracheenbüschel der Tracheaten ist also derart *von der Anzahl der Metameren bedingt, dass wenn auch einzelne derselben niemals Stigmen haben, doch kein Segment mehr als ein Paar trägt.* In der Regel ist Ersteres mit den extremsten, Letzteres mit den mittleren Metameren des Körpers der Fall.

IX. Bemerkungen über die Vorläufer des Tracheensystems.

Die vorhergehende Untersuchung hat das Resultat ergeben, dass die ursprüngliche Form des Tracheensystems aus metamerisch sich wiederholenden, offenen Büscheln besteht. Da indessen auch diese Büschel nicht ohne genetische Begründung während der phylogenetischen Entwickelung der Thiergruppen haben auftreten können, gelangen wir zu der schon in der Einleitung angedeuteten Frage: aus welchen **Vorläufern** sind die ursprünglichen, einfachen Tracheenbüschel hervorgegangen? Bisher sind nur wenige Versuche gemacht die Frage zu beantworten und diese gründen sich nicht auf eine vergleichende Ermittelung der Verwandtschaft der Formen des Tracheensystems. Vorläufig ist überhaupt eine endgültige Lösung der Frage nicht möglich; ich muss mich deshalb in diesem Abschnitt darauf beschränken, einige Wi-

dersprüche in den bisherigen Versuchen, die Frage zu beantworten, darzulegen und die Fragestellung selbst zu besprechen.

Offenbar wäre die einfachste Entstehungsweise der Tracheenbüschel die, dass sich, wie beim Embryo, *das Körperintegument selbst an den betreffenden Segmenten unmittelbar einstülpte* und dass sich zunächst blinde Schläuche bildeten. Diese Schläuche könnten dann, in Folge der Dünnheit ihrer Cuticula, eine respiratorische Wechselbeziehung zwischen dem Blute und der durch die Mündungen aufgenommenen Luft herstellen [1]). Dann wären die Vorläufer der Tracheenbüschel *keine spezifische Organe*, sondern die Luftröhren wären als solche vom ersten Anfang an aus dem Integumente entstanden und immer offen gewesen. Da es sich aber nicht begreifen lässt welche Causalmomente eine anfangs entschieden functionslose Einstülpung hervorrufen konnten, und diese Ableitung mir überhaupt unmorphologisch und unphysiologisch erscheint, halte ich es nicht für nöthig sie weiter zu verfolgen.

Vielmehr sind wir darauf angewiesen, die Tracheenbüschel aus Organen abzuleiten, welche bei den phylogenetischen Vorgängern der Tracheaten *für andere Zwecke in voller Function waren und erst später in Beziehungen zu der Respiration traten.* Wie die Tracheenbüschel selbst (S. 129) müssen diese Vorläufer *metamerisch geordnete, nach aussen mündende Schläuche* gewesen sein; und es handelt sich also darum, welche derartige Organe bei der Ableitung in Betracht kommen können.

Durch eigene Untersuchungen der Entwickelung der Biene hat Bütschli [2]) im J. 1870 nachgewiesen, dass sich die *Spinndrüsen* am Kopfe und die *Malpighi'schen Gefässe* aus dem Afterdarm in ähnlicher Weise am Embryo entwic-

---

[1]) B. Hatschek (op. cit. S. 135) ist der Ansicht, dass die Tracheen „auf Oberflächenvergrösserung respiratorischer Hautstellen zurückzuführen" sind. „Die Annahme eines Functionswechsels von Hautdrüsen (Moseley) scheint mir gezwungen und überflüssig."

[2]) Bütschlis Arbeit wurde oben S. 126 citirt.

keln, wie die Tracheentaschen. Ausserdem soll der Ausführungsgang der Spinndrüsen bei der Larve spiralgeringelte Wände haben, wie die der Luftröhren. Bütschli hält daher die Spinndrüsen für homolog mit den Tracheen. Ob (546) die Malpighi'schen Gefässe ebenfalls homologe Organe sind „dürfte grösseren Bedenken unterliegen.“ *Für* diese Annahme schien ihm der Umstand zu sprechen, dass alle Organe zusammen 13 Paare ausmachen, also *eins für jedes Rumpfsegment*, und ferner dass ihre Entwickelungsweise auffallend an die erste Anlage der sogenannten *Segmentalorgane der Anneliden* erinnert.

Vier Jahre später sprach Semper[1]) die Vermuthung aus, dass die Tracheen metamorphosirte Homologa der *Segmentalorgane* oder *Schleifenkanäle der gegliederten Würmer*, specieller der *Ringelwürmer* seien; diese Thiergruppe wäre also der unmittelbare Vorgänger der Tracheaten. Semper sieht den Nachweis der Homologie u. a. in der excretorischen Function beider Organe.

Die von Bütschli vorsichtig ausgesprochene Verwandtschaft der Integumentderivate, — der Tracheen, Spinndrüsen und Malpighi'schen Gefässe — mit den Segmentalorganen der Ringelwürmer sah Paul Mayer[2]), in seiner 1875 erschienenen Arbeit über die Phylogenie der Insekten, als eine ausgemachte Thatsache an. Er sprach bestimmt aus (S. 210), dass die genannten Organe unter sich homolog und aus den Schleifenkanälen abzuleiten sind, und „erblickte den Beweis dafür sowohl in ihrer Function, als auch in ihrem Auftreten als Hautdrüsen und endlich in dem Zahlenverhältniss, das sich in der Summe dieser Organwiederholungen ausdrückt.“ Während aber Bütschli für die *dreizehn* Rumpfsegmente der Biene *ebensoviele* Derivate (zehn Tracheenpaare und drei Drüsenpaare) aufstellt, hat P. Mayer, wie ich S. 127

---

[1]) Semper, die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen; Arbeiten aus d. zool.-zoot. Inst. zu Würzburg, Bd. II, S. 39 und 48.

[2]) Paul Mayer, Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten; Jenaische Zeitschr., X, Anfang August 1875.

in der Note erwähnt habe, die Anzahl von *vierzehn* Rumpfsegmenten und *zehn* Paaren Tracheen beim Archentomon angenommen. Um das Zahlenverhältniss zwischen den *dreizehn* Organenderivaten mit den *vierzehn* Metameren stimmend zu machen, sucht daher Mayer noch ein Organenpaar auf. Nach Grube und Leydig sollen die *Speicheldrüsen* mit den Spinndrüsen (S. 210) die gleiche Function haben, und ebenfalls als Einstülpungen des Ectoderms entstehen; sie sind daher, meint Mayer, mit den Spinndrüsen, und also mittelbar auch mit den Tracheen homolog. Wenn alle diese Organe zusammengezählt werden, können gegen die 14 Rumpfsegmente ebensoviele Organenpaare aufgestellt werden. Und diese Organe leitet er *von vierzehn Paaren Segmentalorgane eines gegliederten, vierzehnringligen Wurmes* ab, von dem also die Tracheaten abstammen sollen.

Zunächst will ich in Bezug auf die Ansichten Sempers und P. Mayers anführen, dass es bei der Lösung allgemeiner morphologischer Fragen eine anerkannte Wahrheit ist, dass *die gleiche Function zweier Organe keinen bestimmten Nachweis für ihre Homologie liefert.* Wenn man unter Homologie die *morphologische Gleichwerthigkeit* versteht — die einzige, welche hier nachgewiesen werden soll, — so *kann die gleiche Function nur die physiologische Gleichwerthigkeit, die Analogie,* nachweisen, — von der indessen weder in den genannten Arbeiten noch hier die Rede ist. Für die wahre Homologie sind vor Allem gleicher Ursprung und gleiche Lagerungsbeziehungen zu anderen Organen maassgebend. Von diesen beiden Gesichtspunkten aus sind also die genannten Organe zu prüfen.

Versteht man unter gleichen Ursprung *nur,* dass die betreffenden Organe aus einem und demselben Bildungsmaterial embryonal entstanden sind, so ergiebt sich, dass alle Organe, welche durch Einstülpung des Integumentes entstehen, mithin auch die besprochenen Drüsen und die Tracheentaschen, mit einander homolog sind. Dieses ist aber keineswegs genügend; denn dann werden die verschiedensten Organe gleichwerthig, trotzdem sie in der That

keine nähere Beziehungen zu einander haben. So bilden sich der Oesophagus und der Afterdarm des Insekts ebenfalls durch Einstülpung des Integumentes, sind aber dennoch nicht mit den erwähnten Trachealtaschen gleichwerthig. Wenn nun dieser gleiche Ursprung der Darmmündungen und der Tracheentaschen nicht genügt, ihre Homologie nachzuweisen, so kann der gleiche Ursprung der an den erstgenannten entstehenden, also *secundären*, Einstülpungen (der Drüsen) die Homologie mit den Tracheen um so weniger nachweisen. Man darf ihre Enstehungsweise durch Einstülpung als Beweisgrund für die Homologie nicht zu hoch anschlagen, da sich bekanntlich alle Hautdrüsen in dieser Weise entfalten, ohne deswegen speciell homolog zu sein. Und die Spiralringe der Ausführungsgänge der Spinndrüsen können ebenso wohl für eine habituelle Aehnlichkeit als eine Homologie mit den Tracheen angesehen werden.

Bezüglich der Lagerungsbeziehungen der vierzehn Segmentalorgane des Wurmes und ihrer Derivate bei den Insekten verfährt P. Mayer in folgender Weise. Da er das Stigmenpaar am Prothorax vergisst, zieht er für dieses Metamer die Mündungen der Spinndrüsen zu Hülfe (S. 210). Für die stigmenlosen Analsegmente dagegen nimmt er die Malpighi'schen Gefässe als Derivate der postulirten Segmentalorgane an. „Soll nun“ (S. 210) „die angedeutete Homologie wirklich statthaben, so — — dürfen der Malpighi'schen Gefässe nicht mehr sein, als stigmenlose Segmente am Hinterende des Körpers vorhanden sind.“ Alle Autoren geben zwei solche Segmente an, und Mayer (S. 142, 143) versucht daher eine Reduction der genannten Gefässe auf *nur zwei ursprüngliche Paare*, d. h. vier Schläuche, zu motiviren. Ihre nicht paarweise Lage um die Mündung des Afterdarms wird für bedeutungslos gehalten.

Wie es oben in der Note S. 127 erwähnt wurde besitzt das Protentomon, welches Mayer (S. 130) zu Anfang seiner Abhandlung der „unverdienten Vergessenheit entrissen“ (vergl. S. 213) hat, im Ganzen 14 Rumpfsegmente (11 abdominale) und 2 + 9 Stigmenpaare, und seine zwei stigmenlosen Anal-

segmente könnten also der reducirten Anzahl der Malpighi'schen Gefässe entsprechen. Aber im Verlaufe der Abhandlung nimmt Mayer nur 2 + 8 Stigmenpaare an; und da die Abdominalringe immer noch zu eilf angenommen werden, bleiben in der That *nicht zwei*, sondern *drei Analsegmente* stigmenlos (vergl. Mayers Schema des Protentomons, Fig. 1). Wie ich oben (S. 130) referirt habe, bringt Mayer (S. 210—213) die Anzahl der 14 Rumpfsegmente mit der der 13 Organenderivate dadurch in Uebereinstimmung, dass er auch das Speicheldrüsenpaar zu Hülfe nimmt. Aber wenn auch die *Anzahl* der Organenpaare mit der der Metameren übereinstimmt, so sind doch die Organe selbst auf den Metameren in einer „für die Theorie gefährlichen" (vergl. S. 211) Weise vertheilt: am *Hinterende* des Protentomons bleibt nämlich *ein Metamer ohne resp. Derivate* und diesem Mangel lässt sich nicht wohl dadurch abhelfen, dass *im Kopfende des Thieres ein Paar Organenderivate überzählig ist.* Die Annahme der Homologie der genannten Drüsen mit den Tracheen führt also zu grellen Widersprüchen, indem die Lagerungsbeziehungen der vierzehn beim Wurme vorausgesetzten Segmentalorgane mit denen ihrer nachzuweisenden Derivate selbst nicht übereinstimmen.

Vielleicht hat Mayer diese Incongruenz auch selbst gefühlt; denn er sagt in der That niemals, dass die Homologie der betreffenden Organe mit den postulirten Segmentalorganen *durch gleiche Lagerungsbeziehungen* zu anderen Organen und zu den Metameren nachgewiesen ist, obgleich gerade dies ein maassgebender Beweis dafür wäre. Dagegen „erblickt er den Beweis der Homologie u. a. *in dem Zahlenverhältniss, das sich in der Summe dieser Organwiederholungen ausdrückt*" (S. 210). Es ist aber nicht ersichtlich, welche Beweiskraft für die Homologie darin liegt, dass *die Summe* der einzelnen Vergleichungsobjecte dieselbe ist, *wenn sich die Einzelglieder selbst nicht direct entsprechen.*

Da aber nun diese Widersprüche bei der Ableitung der genannten Organenderivate nicht aufgefallen sind, wollen wir sie vorläufig übersehen, um die Art und Weise darzulegen,

wie man sich nach Mayer die Transformirung der Segmentalorgane vorzustellen hat. Die angenommenen Mündungen dieser Organe, welche am *ersten* Rumpfmetamere gelegen waren, müssen sich von diesem Segmente auf den Kopf des Thieres bis zur Mundöffnung verschoben haben, um sich hier als Serictarienöffnungen zu etabliren. Indessen weist jede Raupe nach, dass die Mündungen dieser Drüsen mit den Prothoraxstigmen nicht identisch sind, da bekanntlich beide gleichzeitig vorhanden sind [1]). Ebenso müssen die zwei hintersten Schleifenkanäle ihre Mündungen von ihren segmentalen Stellen rückwärts gezogen haben, in Beziehung zum Afterdarm getreten sein und sich bis an die Grenze des Mitteldarms verschoben haben, wo sie immer noch ihre excretorische Function fortsetzen. Es ist kaum nöthig hervorzuheben, dass eine solche Verschiebung der Mündungen an und für sich nicht angenommen werden kann, da keine einzige Thatsache dafür, alles aber dagegen spricht [2]). — Die von P. Mayer vorgeschlagene Ableitung der resp. Organe aus den Segmentalorganen entbehrt also jede Berechtigung.

Die genannte Ableitung wird auch durch die Beseitigung einiger der wesentlichsten Widersprüche durchaus nicht

---

[1]) Die Widersprüche werden noch grösser dadurch, dass Mayer sich durch Meinerts unrichtige (vergl. oben S. 121) Bezeichnung des *ersten* (Mesothorax-) *Stigmenpaares* bei *Campodea* als dem Prothorax angehörig, irre leiten lässt, und daher S. 219 meint, dass die bei den Insekten als Spinndrüsenöffnung fungirende Schlauchmündung beim Archentomon (Thysanura) *noch als prothoracales Stigmenpaar* existirt. In der That resultirt nämlich daraus bei Mayer die morphologische Identität einer *Mund*-drüsenmündung mit einem wirklichen *Mesothorax*-stigma.

[2]) Es ist schwer zu verstehen, wie Mayer, *nur* der Hypothese der Gleichzähligkeit der Organe mit den Metameren zu Gunsten, die präsumirten Mündungen willkürlich in dieser Weise verschieben kann, trotzdem ihn keine Thatsachen dazu zwingen. Die Annahme einer solchen Verschiebung erscheint mir um so auffallender, als er selbst S. 137 mit Consequenz auf die richtige Benennung der Thoracalstigmen dringt, und ferner in der Note S. 135 den Rath zur Hand hat, „so lange eine einfache Erklärung ausreicht, keine complicirte heranzuziehen.“

annehmbarer. Nach Hatschek (op. cit. S. 127) sind die Speichel- und Spinndrüsen keine eigentlichen Darmdrüsen sondern Hautdrüsen s. str., und eine Verschiebung braucht also gar nicht angenommen zu werden. Mayer könnte also diese Drüsen von zwei Paaren Schleifenkanäle ableiten, *die den Kopfsegmenten angehören.* Dieses, sowie die spezielle Homologie überhaupt der genannten Drüsen mit den Tracheen ist in der letzten Zeit durch eine Entdeckung Hatscheks (op. cit. S. 135) gänzlich widerlegt: an denselben Kopfsegmenten, wo sich die genannten Drüsen durch Einstülpung des Integumentes entfalten, stülpen sich *ausserdem* noch die oben (S. 126) erwähnten embryonalen Anlagen der Kopfstigmen ein, und zwar die erstgenannten an der inneren Seite der Gliedmaassen (Mandibeln, Maxillen), während die Tracheeneinstülpungen — wie an den anderen Segmenten — an ihrer äusseren Seite entstehen [1]).

Was hingegen die Malpighi'schen Gefässe anbelangt brauchen Schleifenkanäle an den letzten Ringen um so weniger als ihre Vorläufer angenommen werden, da bekanntlich selbst die Ringelwürmer diese Organe nicht an allen Segmenten besitzen, und da die erstgenannten Gefässe durch einen Entwickelungsvorgang, den ich mir vorbehalte weiter unten (S. 144) noch zu besprechen, selbstständig entstanden sein können. —

Es lässt sich nicht abläugnen, dass die metamerische Anordnung sowohl der Tracheenmündungen wie der Schleifenkanäle der gegliederten Würmer für die phylogenetische Verwandtschaft beider verleitend erscheint; und in der That konnte man vor noch kurzer Zeit kaum annehmen, dass andere metamerische Organe als die Schleifenkanäle die Vorläufer der Tracheenbüschel waren. Aber schon länger als ein Jahr vor Einreichung der oben eingehend bespro-

---

[1]) Da diese Thatsache allein meine vorhergehenden Erläuterungen überflüssig macht, hätte ich letztere auch weggelassen, wenn nicht dieser Theil des Manuscriptes schon zum Druck abgegeben war, als Hatscheks (d. 20 März 1877 erschienene) Abhandlung mir zugänglich wurde.

chenen Abhandlung gestaltete eine neuentdeckte Thatsache die Frage anders.

In April 1874 theilte Moseley [1]) die wichtige Beobachtung mit, dass die bis dahin zu den Würmern gerechnete Gattung *Peripatus* kleine luftführende Röhrenbüschel besitzt, welche einen mit den Tracheen der Tracheaten übereinstimmenden Bau haben. Diese sind aber bei der untersuchten Art (*P. capensis* Gr.) *nicht segmental geordnet, sondern bilden zahlreiche und überall in das Integument mündende Büschel*, welche doch meistentheils in einer *ventralen Medianlinie* und in einer *lateralen Linie* auf beiden Seiten des Körpers geordnet sind (Fig. 26). Ihre Mündungen scheinen einfache Durchbrechungen zwischen den Epidermiszellen zu sein, und die Aeste verzweigen sich fast von der Wurzel an in die nächst liegenden Organe, besonders zahlreich von der Ventrallinie aus zum Oesophagus und Afterdarm. Diese Vertheilung der Luftröhren, welche von der aller vorher bekannten Tracheaten abweicht, gab Moseley Veranlassung, *die Tracheen von nicht segmental geordneten, sondern diffus über die Körperoberfläche vertheilten Hautdrüsen abzuleiten.* Diese Hautdrüsen sieht er als Gebilde an, welche mit denen der *Bipalium* und *Hirudo* homolog sind. Nach Moseleys Ansicht ist *Peripatus* der Verknüpfungspunkt der drei Tracheatengruppen, welche also *nicht unter einander, sondern durch ihn* in verwandtschaftliche Beziehung treten; *Peripatus* selbst schliesst sich direct an die *ungegliederten Würmer*, aus denen gleichfalls die gegliederten Würmer selbstständig stammen.

Bei einer anderen Art derselben Gattung *(Peripatus novae-zealandiae)* constatirte neuerdings Hutton [2]) das Vorkommen von Luftröhren. Er fand, dass die Büschel derselben in *zwei seitlichen Reihen* nach aussen münden, und zwar dass die Oeffnungen *mit den 15 Paaren Fussstümmeln*

---

[1]) Moseley, On the Structur and Development of *Peripatus capensis:* Philos. Transact. 1874, S. 757, eingereicht den 9 April 1874.

[2]) Hutton, On *Peripatus novae-zealandiae*; The Ann. and Mag. of Nat. Hist., November 1876, S. 364.

alterniren. Ausser diesen fand er nur eine Trachee, welche in der *ventralen Mittellinie* hinter dem Munde ausmündete und den Oesophagus versorgte. Die Tracheenröhren zeigten eine sehr unvollkommene Spiralringelung und *anastomosirten nicht* mit einander. Es scheint mir nicht unmöglich, dass die Stigmen auch bei dieser Art zerstreut am Körper liegen, und dass Hutton nur in Folge seiner Untersuchungsmethode die unbedeutenderen Mündungen übersehen hat.

Nach Moseleys für die Beurtheilung der morphologischen Genese der Tracheen sehr wesentlichen Beobachtungen gestaltet sich also die Frage folgendermassen: Sind die nach aussen mündenden drüsenartigen Vorläufer der Tracheenbüschel

a) wie von den erwähnten Autoren angegeben, die *Segmentalorgane der gegliederten Würmer* (Ringelwürmer)?

b) oder sind sie *zerstreut gelegenen Hautdrüsen*, wie sie bei *ungegliederten* Würmern vorkommen?

Eine sichere Entscheidung auf Grund direct beobachteter Thatsachen ist noch nicht möglich. Für die Alternative *b* spricht *Peripatus*, welcher in diesem Falle eine eigene, mit den anderen Klassen systematisch gleichwerthige Abtheilung der Tracheaten bildet, und den Urtypus selbst ihres monophyletischen Stammes repräsentirt. Aber andererseits muss auch zugegeben werden, dass hier eine selbstständige, heterophyletische Erwerbung der Luftröhre vorliegen kann; in diesem Falle wären die Tracheen des *Peripatus* nur homomorph mit denen der drei Tracheatengruppen. Diese Gattung müsste dann eine eigene Gruppe bilden, die genetisch und systematisch nicht unter die wahren Tracheaten aufgenommen werden konnte, sondern immer noch zu den Würmern gehörte. Und die Möglichkeit wäre dann nicht ausgeschlossen, dass die Tracheaten-Tracheen nach Alternative *a* hervorgegangen sind.

Vielfache Analogien lehren indessen, dass im Allgemeinen derjenigen Ansicht der Vorzug zuerkannt werden muss, welche ein phyletisch neues Organ nicht aus den *entfalteten, complizirten* Formen eines anders functionirenden

Vorgängers ableitet, sondern aus den indifferenten Anfangsstadien desselben. Die letztgenannten Organe sind nämlich ihrer Function noch nicht fixirt und können daher leicht eine divergente Entfaltungsrichtung einschlagen. Es scheinen mir deshalb viel erheblichere Gründe für die Alternative *b* als für *a* zu sprechen. Es wird dieses um so mehr annehmbar, als *Peripatus* dafür ein thatsächlicher Beweis zu sein scheint, während die Ableitung der Tracheen aus den entwickelten Schleifenkanälen bisher jedes factischen Grundes entbehrt.

Die Alternative *b* ergiebt ferner zwei Möglichkeiten:

c) *Entweder* wurde bei der Segmentirung des Integumentes *die Anzahl der vielen Hautdrüsen reducirt* und diese blieben nur paarweise auf den Metameren übrig. Diese primitialen Hautdrüsen nahmen entweder an der Herstellung der definitiven Schleifenkanäle Theil [1]), welche die charakteristischen inneren Mündungen erhielten, oder sie gestalteten sich zu Luftröhrenbüschel um.

d) *Oder* es gestalteten sich schon die zerstreut gelegenen Hautdrüsen zu *Luftröhrenbüschel* um, *deren Zahl* gleichfalls sich reducirte.

Die erste dieser Alternativen steht der mit *a* bezeichneten am nächsten, knüpft aber die Tracheen an die gemeinschaftlichen primitiven Formen der Hautdrüsen an. Der Unterschied zwischen *c* und *d* ist vorwiegend ein zeitlicher; denn es handelt sich darum, ob die Transformation und der Functionswechsel *nach* oder *vor* der Segmentirung vollzogen wurde. Im ersten Falle ist bei den drei Tracheatenklassen die Möglichkeit ausgeschlossen, dass Tracheen durch andere als durch normal gelegene, seitliche Stigmen münden. Im zweiten Falle wäre es nicht unmöglich, dass ausnahmsweise sich an ganz aussergewöhnlichen Stellen Tracheen mündeten (z. B. in der ventralen Medianlinie), oder als homologe Ge-

---

[1]) Ich verweise hierüber auf die embryonale Entstehungsweise der Schleifenkanäle der Hirudineen; vergl. Gegenbaur, Grundzüge d. vergl. Anat., 1870, S. 264, und: Grundriss, 1874, S. 179.

bilde nachweisbar wären. Eine schliessliche Entscheidung dieser Frage ist aber gegenwärtig noch nicht möglich.

Die Alternative *d* ergiebt ausserdem die Corollarien, dass *auch die metamerisch geordneten, wahren Schleifenkanäle der Ringelwürmer ursprünglich aus solchen Drüsen abzuleiten sind, die zerstreut am Körper der ungegliederten Vorläufer dieser Würmer vorhanden waren*, und ferner dass *die Gliederung selbst des Körpers bei den verschiedenen Thierklassen selbstständig entstanden ist*, — Ansichten, die nur als Fragen ausgesprochen werden, deren Beantwortung wir von Competenten erwarten.

Wenn sich excretorische Drüsen in respiratorische Tracheen umgewandelt haben, so scheint es nicht überflüssig, anzudeuten, in welcher Weise sich dieser Functionswechsel durch die Thatsachen sich begründen lässt, welche uns in Bezug auf die Function der Drüsen und der Tracheen bekannt sind. Ich möchte diese Betrachtung jetzt, wo wir über diesen Wechsel kaum etwas Sicheres wissen können, als eine zu frühzeitige unterlassen, wenn nicht einige von anderen Autoren ausgesprochenen Vorstellungen und Ansichten mir Veranlassung dazu gegeben hätten. Ausserdem wird erst nach Auseinandersetzung gerade dieses Punktes die in der Einleitung aufgestellte erste Frage meines Themas in ein etwas anderen Lichte erscheinen lassen, als man vielleicht nach dem Resultate des sechsten Capitels schliessen möchte.

Wie ich S. 130 angegeben habe lässt sich unmöglich annehmen, dass die Tracheen *als solche*, in Form von Integumentaltaschen entstanden sind. Ebenso wenig lässt sich annehmen, dass *die Drüsenschläuche als solche*, in Folge der alternirenden Contraction und Extension der Hautmuskelschicht, *durch ihre Mündungen atmosphärische Luft von aussen einsaugten*, und sich in dieser Weise *direct* zu Respirationsorgane umwandelten [1]). Diese Darstellung entbehrt

---

[1]) In seiner bereits citirten Abhandlung über *Peripatus* sagt Moseley: „The pumping extension and contraction of the body may well

ndes, sei es in morphologischer oder physiologi-
ehung.

Transformation der Hautdrüsen dürfte uns an-
r werden, wenn wir einen Blick auf ähnliche Vor-
höheren Thierklassen werfen, bei denen uns eine
Jnterlage von Thatsachen vorliegt. Es ist bekannt,
der ganzen Körperoberfläche eine Exhalation von
re stattfindet, deren Extensität beschränkt wird,
ieser Process auf einer bestimmten Stelle (in einem
nsorgane) an Intensität zunimmt. So z. B. giebt
durch die Oberfläche der Kiemen den Ueberschuss
ensäure ab; ebenso fangen bei den Vertebraten
ge Ausstülpungen des Darmrohrs an, diese Gasex-
ı vollziehen. Wenn die Mündungen dieser Säcke
ı, wie dies bei den Batrachienlarven und einigen
er Fall ist, wird die Gasmasse nach aussen abge-
literirt aber die Mündung, wie bei vielen Fischen,
das Organ (als Schwimmblase) gefüllt. Die innere
ɜ dieser Darmdivertikel ist mit einer Epithelschicht
welche sich vom übrigen Darmepithel differenzirt.
Wände des Organs durch die enthaltene Gasmasse
ıt werden, geht das Epithel in ein sehr dünnes
thel (Lungenepithel) über. Nachdem diese Säcke
:eitet sind, wird es den jungen Larven möglich
lucken zunächst zufällig, dann regelmässiger Luft
n her aufzunehmen. In den Darmdivertikeln wird
Weise eine neue Sauerstoffquelle für den Organis-
net, die Säcke erbieten als *Lungen* [1]) manche Vor-

—

ı a very little air, to begin with, into the mouths of the
this having been found beneficial by the ancestor of the
e, further development is easy to imagine" (S. 777).

ie hier nur kurz angedeutete phylogenetische Entwickelung
scheint mir durch dafür angestellte Untersuchungen geprüft
zu verdienen. Vielleicht liesse sich mit derselben die mor-
Deutung einiger anderen ähnlichen Organe (*glandula thyre-
ıus?*) in Zusammenhang bringen, welche, vorwiegend dem ju-
Alter angehörend, als unentfaltet gebliebene Organe in vielen
n noch so räthselhaft sind.

züge vor den Kiemen. Sie werden daher regelmässiger von aussen gefüllt und es entfalten sich die nöthigen mechanischen Hülfsmittel dazu. Die innere Oberfläche der Luftsäcke vergrössert sich durch Bildung von Leisten, und die Organe werden immer vollständiger und ausschliesslicher Organe der Respiration. Es dürfte sich bei den niederen Lungenthieren [1]) nachweisen lassen, dass *die excretorische Function der Lungensäcke in dieser Weise der absorbirenden vorausgeht.* Es versteht sich von selbst, dass bei relativ höheren Vertebraten der Zeitunterschied in der embryonalen Entfaltung beider Functionen ein geringer, oder, wie bei den meisten, gänzlich aufgehoben ist.

In ungefähr derselben Weise dürfte sich, nach meiner Meinung, annehmen lassen, dass auch beim Wurme *die Hautdrüsen selbst* nicht nur flüssige sondern *gasartige Producte* (Kohlensäure) zu *excerniren anfangen.* Sobald dieses beim Leben im Wasser geschieht, gewinnt die in den Röhren abgeschiedene Gasmasse für den Organismus zunächst eine *hydrostatische Bedeutung.* Wenn sich aber das Thier während der phylogenetischen Entwickelung auch auf dem Lande aufhält und dabei immer noch, wie früher, durch das Integument oder durch kiemenartige Ausbreitungen desselben respirirt, so *bleiben die Gasröhren beim Entleeren ausnahmsweise in offener Communication mit der atmosphärischen Luft.* Wenn diese nun aufgenommen wird, so knüpft sich an die excretorische Function der Röhren eine neue, *absorbirende,* und die Röhrenschläuche werden *Respirationsorgane,*

---

[1]) Durch Versuche habe ich gefunden, dass schon die jüngsten Larven von *Salamandra maculosa,* von der Wasseroberfläche abgesperrt, sterben; diese Art ist also von Geburt an darauf angewiesen, auch atmosphärische Luft aufzunehmen, und liefert mithin für die Frage kein Untersuchungsobject. Ob aber dies auch mit Jungen von *Triton* und mit *Proteus* der Fall ist, scheint mir fraglich, da es kaum wahrscheinlich ist, dass sie die in den Lungensäcken enthaltenen Gasblasen *nur* von aussen aufgenommen haben. Durch Absperrung lebendiger Exemplare dürfte dies ermittelt werden können.

Tracheen [1]). Sie erweitern und verzweigen sich, ihre Cuticularschicht erhält durch die Entfaltung der Spiralleisten, die nöthige Elasticität, die Mündungen nehmen eine bestimmte Form als *Stigmen* an, und es entfalten sich in Anschluss an diesen besondere Verschlusseinrichtungen [2]), welche eine complicirte Athmungsmechanismus ermöglichen. Das Respirationsmedium wird in dieser Weise den Gewebselementen selbst eingeführt, und durch die dünne Wände der Röhren tritt die Blutflüssigkeit überall in Wechselbeziehung mit dem Medium. Ebenso wie die *Kiemen* für diesen Zweck eine Oberflächenvergrösserung *ausserhalb des Körpers* herstellen, so entsteht durch die *Tracheen* eine eben solche Vergrösserung der Oberfläche im *Inneren des Organismus*. Die *Tracheenkiemen* schliesslich entstehen durch eine secundäre Combination *beider* dieser Vorrichtungen (S. 74—76).

---

[1]) Obgleich Paul Mayer (op. cit.) den Functionswechsel nicht so eingehend bespricht, wie die morphologische Umgestaltung, so ist er im Grunde doch derselben Meinung über *die Art* dieses Vorgangs, wie ich. Aber auch in diesem Punkt entsteht bei ihm eine Inconsequenz in Bezug auf *die Vertheilung der Zeitabschnitte* der Stadien. Er sagt (S. 213): „so lange noch keine Flügel vorhanden waren, mochte die Umwandlung der Segmentalorgane mit ihrer Harnsäuresecretion in Tracheen, welche Kohlensäure auszuscheiden begannen, für die Bedürfnisse der Respiration genügen; später jedoch bei den Zwischenformen *zwischen Archentomon und Protentomon*", (bei welchen sich die bisher als echte Kiemen vorhandenen dorsalen Gliedmaassen zu Flugorgane entfalteten), „machte der stärkere Verbrauch von Sauerstoff — — eine Vergrösserung der luftführenden Organe, in specie also die Tracheenlängsstämme, nothwendig." — Nach Mayer würde also das *nur gasexcretorische* Stadium der Drüsen sehr lange Zeit gedauert haben: nämlich vom Auftreten des Prototracheas an, während der ganzen Periode des Archentomons bis zum Uebergang in das Protentomon. Und doch machen schon die Thysanuren, welche bei Mayer die Repräsentanten des Archentomons sind (vergl. oben S. 127 Note, und die Abh. Mayers S. 218), einen ebenso vollständigen (doppelten) respiratorischen Gebrauch vom ihrem Tracheensystem, wie die Insekten. Es muss dieser Functionswechsel offenbar schon *zwischen* (Mayers) *Prototracheas und Archentomon* vollzogen gewesen sein.

[2]) Vergl. Landois und Thelen, Der Tracheenverschluss bei den Insekten; Zeitschr. f. wiss. Zool. XVII, S. 187.

Die Hautdrüsen hatten zur Aufgabe, bestimmte Producte aus dem Organismus zu entfernen, und diese wesentliche Function kann bei ihrer Transformation keineswegs ohne weiteres eingestellt werden; sie muss compensatorisch von anderen, ähnlich gebauten Organen übernommen werden. In Folge dessen entfaltet der *Afterdarm*, welcher ebenfalls aus einem Theile des Integumentes gebildet ist, aus seiner von Drüsenzellen gebildeten, der Hypodermis entsprechenden, Schicht einzelne Zellen zu ähnlichen Organen wie die Hautdrüsen sind. In demselben Maasse, wie die Hautdrüsen im Begriff sind ihre Thätigkeit als solche einzustellen, fangen die Drüsen des Afterdarms mit der ihrigen an. Wie leicht begreiflich fungiren auch hier wenige aber entfaltete Drüsenschläuche besser als viele unentfaltete Zellen in einer Schicht; daher entstehen auch nur relativ wenige (4, 6, 8 oder mehr) Schläuche, die sich um den inneren Theil des Afterdarms in einem Kranz gruppiren und, wenn es nöthig ist, sich vielfach verzweigen: *diese excretorischen Afterdarmdrüsen sind die Malpighi'schen Gefässe der Tracheaten*[1]), deren Anzahl also durchaus nicht von der Zahl bestimmter Körpermetameren abhängig ist.

Die *einzelnen Abschnitte der Genese des Tracheensystems* gehen, wie bei jeder organischen Entwickelung, continuirlich in einander über, verdienen aber andererseits auch jeder für sich betrachtet zu werden. In ihrer Eigenschaft als Integumentaldrüsen erweisen sich die ersten Vorläufer, und mithin auch die ersten gasabsondernden Röhren, als *morphologisch nach aussen offene Drüsenschläuche.* Dieses **primäre Stadium** des Tracheensystems wird physiologisch dadurch gekennzeichnet, dass die Organe *Gase nur abgeben, nicht aufnehmen.* Obgleich *morphologisch offen* sind sie also *physiologisch nicht ganz offen,* denn sie sind dem umgebenden Medium nicht zugänglich. Erst aus diesem primären geht das

[1]) Vergleiche oben S. 133—136.

secundäre Stadium hervor, in welchem das Tracheensystem vollständig offen ist. Bei den meisten Tracheaten persistirt diese Form als ein verschieden hoch entfaltetes *offenes Tracheensystem.* Sie geht aber bei anderen, jedoch nur während des Larvenlebens in das **tertiäre Stadium** über, indem sie durch Anpassung an das Wasserleben eine *geschlossene* wird, welche sich später beim Ausschlüpfen der Imago öffnet [1]).

Da man bisher kein solches *primäres Stadium* angenommen und sich auf zwei Zustände beschränkt hat, konnte die ältere Form des Tracheensystems nur in einem dieser beiden Stadien gefunden werden. Aber ebenso wenig wie das primäre und secundäre Stadium mit einander identisch sind, und also nicht verwechselt werden dürfen, ebenso wenig darf das dritte Stadium mit dem ersten verwechselt werden. Auf die Annahme eines dritten Stadiums, des *primären,* scheint mir die Entscheidung der ganzen Frage über das relative Alter der genannten Formen des Tracheensystems zu beruhen.

Die Ansicht, dass das geschlossene Tracheensystem die ältere Form ist, resultirte daraus, dass die Tracheen unmöglich *als solche* äusserlich entstanden sein konnten (vergl. S. VIII und 130), sondern durch morphologische und physiologische Differenzirung anderer *innerer* Organe hervorgingen [2]). Dieser tief greifende Fundamentalsatz steht noch als der richtige fest, nahm aber durch die directe Anknüpfung die-

---

[1]) Ein ähnliches Beispiel successiver Entwickelungsformen eines Organs liefert die Schwanzflosse der Fische, welche bekanntlich *ursprünglich* homocerk war, dann *secundär* heterocerk wurde, und sich dahin entfaltete, dass sie im *tertiären* Stadium, oberflächlich betrachtet, wieder regelmässig erscheint, in der That aber am unregelmässigsten ist.

[2]) „Eine andere Erwägung kann die Frage aufwerfen, ob nicht für die ersten Bildungszustände des Tracheensystems die hydrostatische Function die wichtigere, und die respiratorische die untergeordnete ist. Die Athmung selbst würde dann, ähnlich wie bei vielen Krustenthieren, — — an der Körperoberfläche — — vor sich gehen. — — Die ersten Anfänge der Tracheenbildung würden so noch nicht im Dienste der Athmung stehen, und erst später zu demselben gelangen, —“ (Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie, Leipzig 1870, S. 440).

ser postulirten inneren Organe an das geschlossene, weil stigmenlose, Röhrensystem eine unhaltbare Form an, und führte zu einem Versuche für die Erklärung der Genese der Stigmen, die nicht haltbar ist. Bei der Widerlegung dieser Ansicht hat man aber unterlassen durch Beobachtung des Vorganges beim Oeffnen des geschlossenen Systemes die Frage auf festen Boden zu bringen. Die nur auf Grund der Ontogenese und anderer indirecten Gründe ausgesprochene Ansicht, dass die offene Form des Tracheensystems die ältere ist, war nicht nur durch wesentliche Inconsequenzen entstellt, sondern sie verfehlte zum Theil das Ziel, weil sie die vermeintlich ursprüngliche offene Form des Röhrensystems nicht genügend von der wirklich primären unterschied. Uebrigens nahm die Ansicht durch die Anknüpfung der Tracheaten an die entwickelten Ringelwürmer eine Form an, welche nicht durch Thatsachen begründet ist, und sich mit der theoretischen Anschauung nicht wohl vereinigen lässt. Dagegen scheint die Annahme eines *primären* Stadiums des betreffenden Organsystemes die Frage ohne Widersprüche so weit zu lösen, als der gegenwärtige Standpunkt unserer Kenntniss es überhaupt erlaubt.

Berichtigungen.

S. 30 an den Zeilen 11—12 steht *N. cinerea* anstatt *Nemoura* sp. ign.
S. 55—63, 83—88 und 103 steht Weissmann anstatt Weismann.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

trl Tracheenlängsstamm
rd dorsaler Tracheenast
rv ventraler „
ri visceraler „

br Tracheenkiemen
rbr Kiementrachee
lbr Kiemenblättchen

f (funiculus) strangförmiger Anheftungsfaden der Längsstämme.
s^1, s^2, s^3, etc. die resp. Stigmenöffungen.
* Stellen, wo die Tracheenintima bei der Abstreifung zerreisst.

Die Vergrösserung ist überhaupt eine geringe.

Taf. I.

Fig. 1. Rechte Hälfte der mittleren Hinterleibssegmente der Larve von *Baetis (Cloe* Pict.*) binoculatus* L.; Dorsalansicht; *i* Darmkanal. (Vergl. S. 5, 6, 10).

Fig. 2. Dieselben Segmente der zum Ausschlüpfen reifen Larve; *trl* die alte, trl^1 die neue Intima des Längsstammes; *s* Stigmenast; *ex* die abzustreifenden Exuvien. (S. 13—19).

Fig. 3. Exuvien derselben Segmente; VI—IX von der unreifen, und Segm. V von der reifen Larve; *br* die bei der Metamorphose abgeworfenen Kiemen, *ex* Cuticula der Larvenkiemen. (S. 19).

Fig. 4. Queerschnitt durch die Hinterleibswand von *Palingenia longicauda* Oliv., die Oeffnung des Stigmas zeigend (andere waren mehr zugemacht); *m* Muskeln, *t* Hodenschlauch; *D* Darmhöhle, *d* die membranartig ausgedehnte Darmwand. Mässige Vergrösserung. (S. 19).

Fig. 5. Der vierte Hinterleibsring von *Polymitarcys virgo* Oliv., Imago; Seitenansicht mit Muskeln und Ganglienstrang; *f* persistirender strangförmiger Stigmenast. (S. 21).

Fig. 6. Thoracaltheil des Tracheenlängsstammes der Subimago von *Polymitarcys virgo* Oliv., mit der Tracheenblase *d* (S. 11). Von der inneren abzustreifenden Intima folgt das Stück *a* durch das erste, b^1 und *b* durch das zweite (s^2), und *c* durch das dritte Stigma. (S. 17).

Fig. 7. Kopf und Prothorax der Larve von *Cloeon dipterum* L., Dorsalansicht; *n* der Knotenpunkt im Scheitel. (S. 9 Note 1).

Fig. 8. Der hinterste substigmale Tracheenkiemenbüschel der Larve von *Perla abdominalis* Burm. (S. 28).

Fig. 9. Derselbe (*br*²) und ein Supracoxal-kiemen (*br*¹), an einer eben ausgekrochenen Imago derselben Art persistirend. (S. 28).

Fig. 10. Imago von *Perla abdominalis* Burm.; *br*¹ Supracoxal- und *br*² Substigmalkiemen, vertrocknet persistirend. (S. 28).

Fig. 11. Innenfläche der Exuvien derselben Art; *p* Pronotum, *m* Mesonotum, *c* weiche Verbindungshaut, *br* Austrittstelle des ersten Substigmalkiemens. (S. 29).

Fig. 12 A. Tracheenkiemenbüschel der Larve einer *Nemoura* sp. ign., *brp* am Vorderrande des Prosternums, *brs* einzelne kleine Blättchen am Sternum. Die erstgenannten verbleiben gleichartig an der Imago. (S. 24).

Fig. 12 B. Aehnliche Blättchen *br* bei derselben Art an der Seite des Hinterleibes. (S. 30).

Fig. 12 C. Prothoracalkiemenbüschel (*bri*) der Imago von *Nemoura cinerea* Oliv., vor dem Abstreifen in der Larvenhaut *ex* noch liegend. (S. 24).

Fig. 13. Laterale Tracheenkiemen der Larve einer *Nemoura* sp. ign., *brp* vor dem Pro-, und *brm* vor dem Mesothorax. (S. 25, 30).

Fig. 14. Hinterleibssegmente einer Agrion-larve, *rc* Tracheenäste, welche durch Anastomosen den secundären Längsstamm *trl*¹ bilden; *rc*¹ queerlaufende Anastomose der beiden Hauptstämme; *rgl* Ganglienast. (S. 37).

Fig. 15. *Sialis lutaria* L. Dorsalansicht der mittleren Hinterleibssegmente: A bei der Larve, die Verzweigung der Tracheen zeigend. B bei der, mit contrahirten Kiemen in der Larvenhaut *ex* noch liegenden, Puppe. C bei der Imago mit den als seitliche Höcker persistirenden Larvenkiemen. (S. 54).

Fig. 16. *Rhyacophila (vulgaris* Pict.?). Ventralansicht der Tracheenkiemen: A bei der unreifen Larve, *f* die auf der anderen (dorsalen) Seite gelegene Insertionsstelle des Anheftungsfadens; B zeigt bei der reifen Larve die Kiemen contrahirt; an C bei der Puppe sind sie verschwunden. (S. 49).

Taf. II.

Fig. 17. Ein Hinterleibssegment der Larve von *Hydropsyche* sp. (Vergl. S. 45 Note 1, *a*, und S. 43 Note). *T* Tergit, S Sternit.

Fig. 18. Fünftes Hinterleibssegment der Nymphe derselben Art *Hydropsyche*; *br*¹ der einstämmige, *br*² der zweistämmige Kiemenbüschel; *l* die drei seitlichen Zipfel der Tergiten. (S. 45).

Fig. 19. Hinterleib der weiblichen Imago derselben Art *Hydropsy-*

che; br die persistirenden aber zum Theil (bei *br*[1] ganz) versteckten Tracheenkiemen. (S. 46).

Fig. 20. Segm. III—V des Hinterleibes der Imago (Fig. 19), mit den Kiemen bei *a* in natürlicher Lage versteckt, bei *b* mit der Nadel ausgezogen, bei *c* abnormerweise (an freien Individuen beobachtet) unversteckt geblieben und vertrocknet. (S. 46).

Fig. 21 A. Der Tracheenbüschel Fig. 20, *b* ausgebreitet.

Fig. 21 B. Zwei Spitzen der Kiemenblättchen (Fig. 21 A) der Imago, mit lufthaltigen Tracheen; nach einem Glycerinpräparat von der frischen Imago. (S. 47).

Fig. 22 A. *Corethra plumicornis* Meig. Die thoracalen und die ersten abdominalen Segmente der Larve. p^1, p^2, p^3 die Anlage der drei Beinpaare; *trl* der Längsstamm; f^1, f^2, f^3 die oben erwähnten Anheftungsfäden in der Segm. II—IV; *t* thoracale Tracheenblase, vorn und hinten in den Längsstamm übergehend; *br* Anlage des Prothoracalanhanges („Stigmenkiemens"); *gl* Ganglienstrang.

Fig. 22 B und C. Theile der Fig. 22 A, mit denselben Bezeichnungen.

Fig. 22 D. Zehntes Rumpfsegment der *Corethra*-larve mit dem letzten Strange *f* des Längsstammes *trl*.

Fig. 23. Die Spitze des Prothoracalanhanges der Puppe von *Corethra; a* Lumen der erweiterten Kiementrachee, mit gegitterten Wänden, bei *b* zusammengeschnürt und continuirlich von der Chitincuticula *(d)* auch an der Stelle *(c)* umgeben, wo das Organ den Wasserspiegel tangirt; zwischen *d* und *e* Blutbahnen des Kiemens. (S. 63).

Fig. 24. Vordere Körperhälfte von *Campodea fragilis* Mein., Ventralansicht; s^1, s^2, s^3 die drei Stigmenpaare, von denen Tracheenäste sich verzweigen, *e* zum Kopf, *ri* zum Darmkanal, p^1, p^2, p^3 zu den Beinen; *ra* abdominaler Darmast mit Zweigen *rv* in jedem Segmente; *pa* ventrale Gliedmassen des Hinterleibes, das erste Paar blattförmig, *b* respiratorische (?) intersegmentale Hautblasen. (S. 121).

Fig. 25. Copie von Reinhards S. 100 erwähnte Figur, welche die Abschnürung offener Stigmenäste bei Hymenopteren zeigt; *a* blinder Ast am Stamme, *b* am gewesenen Stigma verbleibend.

Fig. 26. Copie von Moseleys S. 137 erwähnten Figur über *Peripatus*, welche die zerstreuten Tracheenbüschel an der inneren Seite der ventralen und lateralen Körperwand zeigt.

Schema der Formentypen des Tracheensystems, die Benennungen derselben und den Uebergang vom Larven- zum Imagostadium erläuternd, und sich auf die eingehendere Discussion des Gegenstandes in Cap. VII (S. 78—117) beziehend.

Fig. 4.

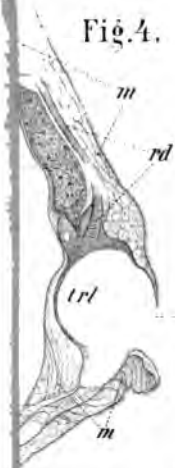

Fig. 1

Fig. 12 B.